

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE — MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE C

ANNALES DES ÉPIPHYTIES

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES COLÉOPTÈRES SCOLYTIDES

par D. SCHVESTER



INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
7, rue Képler - Paris



LES ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

L'attention des lecteurs des Annales de l'Institut national de la Recherche agronomique est appelée sur la réorganisation de cette publication qui a été réalisée entre 1950 et 1952.

Les travaux effectués dans les stations et laboratoires de l'Institut national de la Recherche agronomique peuvent être classés dans onze disciplines ou groupes de recherches : Études des sols et fertilisation — Bioclimatologie — Physiologie végétale — Génétique végétale, Pathologie végétale — Zoologie agricole — Physiologie appliquée à l'élevage — Nutrition et alimentation du bétail — Élevage et génétique animale — Technologie des produits animaux — Technologie des produits végétaux.

Aussi l'Institut national de la Recherche agronomique a-t-il décidé en 1950 de remplacer ses anciennes publications dont certaines avaient dû cesser de paraître en raison des circonstances par un périodique homogène couvrant l'ensemble de ses travaux : LES ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE.

Pour la commodité des lecteurs, les Annales ont été divisées en cinq séries, de périodicité différente, concernant chacune un secteur de recherches, auxquelles on peut s'abonner ensemble ou séparément :

Série « A » : ANNALES AGRONOMIQUES — Science du sol, Fertilisation, Bioclimatologie, Physiologie végétale (couverture blanche) — Cette série, dont le premier numéro a paru en janvier 1950, succède aux Annales agronomiques fondées en 1875 par Dehérain, arrêtées en 1902 et reprises en 1930 par Demolon. Elles comportent six fascicules par an. Elle comprendra exceptionnellement 8 fascicules en 1957 dont 2 consacrés à la Physiologie Végétale.

Série « B » : ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES — Génétique, sélection, techniques culturales (couverture verte). — Cette série succède aux anciennes annales de Phytogénétiques interrompues depuis 1940. Le 1^{er} numéro a paru en janvier 1951. Elle comporte 4 fascicules par an.

Série « C » : ANNALES DES ÉPIPHYTIES — Pathologie végétale, Zoologie agricole, Phytopharmacie (couverture rouge). Cette série succède aux anciennes Annales des Épiphyties dont la parution a été suspendue pendant l'année 1949.

Le 1^{er} numéro a paru en janvier 1950. Cette série comporte 4 fascicules par an.

Série « D » : ANNALES DE ZOOTECHNIE — Physiologie animale, nutrition et alimentation, génétique et sélection, élevage (couverture jaune). Série entièrement nouvelle ; le n° 1 a paru en 1952. Elle comporte 4 fascicules.

Série « E » : ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE — Conservation et transformation des produits agricoles (couverture grise). Cette série succède aux Annales de Technologie interrompues depuis 1940. Depuis 1953, elles comportent 4 fascicules. Depuis 1956 le nombre moyen de pages a été doublé.

ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE C

ANNALES DES ÉPIPHYTIES

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES COLÉOPTÈRES SCOLYTIDES

par D. SCHVESTER





Digitized by the Internet Archive
in 2025

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE
DES COLÉOPTÈRES SCOLYTIDES

AVANT-PROPOS

Ce travail a eu pour cadre la Région Lyonnaise où je me trouvais alors, au Laboratoire d'Etudes sur le Pou de San José de Saint-Genis-Laval (Rhône), sous la direction de R. VASSEUR. La formation qu'il m'a donnée, ses encouragements de toute sorte, ses conseils et son amitié ont contribué pour une grande part à cet ouvrage, que je dédie à sa mémoire.

A M. le Professeur P.-P. GRASSE, Membre de l'Institut, qui a bien voulu à plusieurs reprises consacrer de précieux instants à la discussion de mon travail, j'adresse ici l'expression de ma respectueuse gratitude.

Je tiens aussi à remercier M. J. BUSTARRET, Inspecteur Général de la Recherche Agronomique et M. B. TROUVELOT, Directeur de la Station Centrale de Zoologie Agricole de Versailles, pour la bienveillance avec laquelle ils ont accueilli cette étude, et en ont facilité la réalisation matérielle.

J'adresse enfin mes remerciements à tous mes supérieurs, collègues ou amis, à toutes les personnes qui de près ou de loin m'ont aidé, et en particulier à M. V. NIGON, Professeur à la Faculté des Sciences de Lyon, dont les encouragements amicaux, débordant le cadre même de sa spécialité, ne m'ont jamais fait défaut.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE
DES COLÉOPTÈRES SCOLYTIDES

ESSAI D'ANALYSE DES FACTEURS DE FLUCTUATION
DES POPULATIONS CHEZ *Ruguloscolytus rugulosus*
MULLER 1818

PAR

D. SCHVESTER

Station de Zoologie agricole du Sud-Ouest

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction

PREMIÈRE PARTIE

GÉNÉRALITÉS

- I. — Description sommaire.
- II. — Éthologie.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE BIOLOGIQUE GÉNÉRALE DE L'INSECTE

- I. — Particularités du milieu naturel.
 - A. — La température subcorticale.
 - B. — L'humidité dans le milieu subcortical.
- II. — Étude du cycle évolutif.
 - A. — Le cycle évolutif dans les conditions naturelles.
 - B. — Étude expérimentale du cycle évolutif.

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE DES FACTEURS DE FLUCTUATION DES POPULATIONS

- I. — Rappel de quelques généralités.
- II. — Facteurs du potentiel biotique de l'espèce.
- III. — Résistance du milieu. Facteurs physiques.
- A. — Études de laboratoire.
 - 1^o Recherche du point léthal supérieur.
 - 2^o Action de l'humidité aux températures de développement.
 - 3^o Survie aux températures basses.
 - B. — Étude des facteurs de mortalité physiques dans les conditions naturelles.
 - 1^o Mortalité estivale
 - 2^o Mortalité hivernale
 - 3^o Discussion. Interactions des facteurs climatiques.
- IV. — Résistance du milieu. Facteurs trophiques et physiologie de la plante-hôte.
- A. — Influence de la densité de peuplement.
 - B. — État physiologique de la plante-hôte.
- V. — Résistance du milieu. Facteurs Biotiques (Ennemis naturels).
- A. — Parasites végétaux ;
 - B. — Oiseaux ;
 - C. — Coléoptères prédateurs ;
 - D. — Acariens ;
 - E. — Nématodes :
 - 1^o *Parasitylenchus dispar rugulosi* sp. n.
 - 2^o Autres Nématodes.
 - F. — Hyménoptères parasites.
 - 1^o Espèces en présence.
 - 2^o Cycle évolutif. Rapports avec celui de l'hôte.
 - 3^o Conditions d'activité des Hyménoptères parasites.
 - 4^o Facteurs limitants des Hyménoptères parasites.
 - 5^o Discussion : importance des Hyménoptères parasites comme facteurs limitants de *Ruguloscolytus rugulosus*.
 - G. — Interactions des ennemis naturels de *Ruguloscolytus rugulosus*.

DISCUSSION GÉNÉRALE

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

BIBLIOGRAPHIE

INTRODUCTION

Parmi les nombreuses espèces que compte la famille des Scolytides, quelques-unes, principalement de celles inféodées aux essences forestières, sont de dangereux ravageurs et se distinguent par des invasions brutales, massives, des pullulations soudaines, provoquant en très peu de temps des dégâts irrémédiables, et survenant souvent à la suite de longues périodes de relative innocuité.

Définir les conditions dans lesquelles apparaissent ces pullulations (appelées « Outbreaks » par les auteurs Anglo-saxons), rechercher leurs causes, constitue pour beaucoup d'espèces d'insectes, un des soucis les plus actuels des entomologistes, le but finalement recherché étant d'assurer leur prévision, voire leur prévention. Ce souci est pour beaucoup à l'origine de la grande extension prise au cours des dernières décennies par les études écologiques.

Mais, pour parvenir au but recherché, il ne suffit pas seulement de connaître les corrélations entre variations de milieu et variations de densité des populations (VARLEY, 1953). Il faut encore chercher à définir le mécanisme des régulations. Et ceci nécessite, pour chaque espèce, une analyse aussi approfondie que possible des divers facteurs et de leur mode d'intervention.

Or, même en entomologie forestière, où pourtant des travaux de cet ordre seraient d'intérêt primordial, il n'existe pas, à notre connaissance du moins, de telles recherches d'ensemble sur Scolytides. Certaines études portent sur l'examen d'un facteur particulier : l'école allemande s'est par exemple beaucoup attachée à l'étude de l'attractivité des végétaux pour certaines espèces, et ce faisant, les auteurs ont étudié beaucoup plus le végétal que l'animal lui-même. Dans la bibliographie américaine, on trouve, éparses, quelques données sur l'action d'un facteur précis (généralement d'ordre climatique) sur une espèce déterminée.

D'autres travaux, tels ceux de TRAGARDTH paraissent viser essentiellement à la mise au point, par analyse d'échantillons, d'une méthode pratique de détermination des densités de pullulation, sans que soient recherché les mécanismes régulateurs proprement dits.

Et, d'une façon générale, dans la plupart des travaux publiés, les ennemis naturels par exemple parasites ou prédateurs de telle ou telle espèce, sont simplement signalés, la valeur réelle de leur action limitante n'étant pas recherchée, non plus même parfois que leur biologie.

Plus près de nous, l'important travail de PICARD (1919) sur la Faune entomologique du Figuier est en fait une étude du milieu-Figuier, où le Scolytide *Hypoborus ficus* n'intervient qu'en tant qu'espèce faisant partie de cette biocénose particulière, en tant qu'unité parmi les autres espèces qui se succèdent dans ce milieu. Enfin, les études de RUSSO sur

Chaetoptelius vestitus du Pistachier (1926) et *Phleotribus scarabeoïdes* de l'Olivier (1937-39) par elles mêmes d'ailleurs très riches de renseignements, sont cependant presque purement d'ordre morphologique et anatomique et ne contiennent que très peu de données biologiques et écologiques.

Donc, et bien que nous nous soyions souvent inspiré de travaux précédents, c'est dans un esprit un peu nouveau pour cette famille d'insectes que nous avons réalisé ce travail. Nous voulions faire une sorte de « monographie écologique » de *Ruguloscolytus rugulosus* par l'analyse la plus approfondie possible du plus grand nombre possible de facteurs du milieu. Ce but ambitieux n'a pu être atteint qu'en partie, notamment en raison du mode de vie de l'insecte, qui le dérobe aux vues et oppose dans de nombreux cas, un obstacle à l'observation et à l'expérimentation directes. Cependant, malgré les lacunes qui, de ce fait subsistent, il a été possible de faire ressortir avec netteté un certain nombre de faits importants.

On notera aussi que l'espèce ici étudiée étant inféodée aux essences fruitières ses « outbreaks », souvent bridés par l'intervention humaine, revêtent en général moins d'ampleur que ceux des espèces forestières. Mais peut-être, outre l'intérêt que peuvent présenter par elles-mêmes ces études relatives à *Ruguloscolytus rugulosus* serait-il possible d'appliquer lors de recherches de même ordre sur des espèces forestières, certaines des méthodes d'investigation mises en œuvre ici.

PREMIÈRE PARTIE

GÉNÉRALITÉS

I. — DESCRIPTION SOMMAIRE

A. — L'insecte.

Ruguloscolytus rugulosus (Le Scolyte rugueux ou Petit Scolyte des Arbres Fruitiers) a été très fréquemment décrit et par de nombreux auteurs. Isolé du genre *Scolytus* avec ses congénères *amygdali* GUER. et *mediterraneus* EGGERS en un sous-genre *Ruguloscolytus* BUTOVICH 1929 c'est sous cette dénomination qu'il est, dans les termes suivants, décrit par BALACHOWSKY (1951).

« *Scolytus (Ruguloscolytus) rugulosus* MULLER 1818 ⁽¹⁾ : Concolore, mat, pronotum de même couleur que les élytres, brun foncé mat, avec le bord antérieur et parfois postérieur rougeâtres. Extrémités des élytres, tibias, tarses rougeâtres. Ponctuation du pronotum formée de points oblongs et confluent en avant et sur les côtés, serrés sur le disque. Ponctuation des élytres très serrée, enfoncée dans de légers sillons. Longueur 1,8 à 2,7 mm. »

Il faut ajouter que le dimorphisme sexuel est pratiquement nul chez cette espèce. Les mâles sont d'une façon générale plus petits que les femelles, et sont dotés d'une pubescence frontale plus dense ; mais ces seuls caractères ne suffisent pas à distinguer les sexes en toute sécurité.

Les larves sont apodes, de forme générale arquée ; elles sont hyalines aux très jeunes stades, et ivoirines à fin de développement. Aux stades intermédiaires, leur contenu intestinal leur confère souvent une coloration rosâtre ou brunâtre.

Il y a cinq stades larvaires (BALACHOWSKY).

Les œufs sont ellipsoïdaux, de relativement grosse taille : Ils mesurent 0,6 mm dans leur grand axe et 0,4 mm dans leur petit axe.

B. — Les dégâts.

Comme la grande majorité des Scolytides, *R. rugulosus* a un régime xylophage, et assure sa subsistance et sa reproduction en procédant sur diverses essences ligneuses, au forage de galeries. Celles-ci sont groupées en « systèmes » dont chacun est l'œuvre d'une « famille » d'insectes, et l'allure générale du système est caractéristique sinon de l'espèce, du moins du groupe.

(1) Contrairement à ce qu'il est communément admis, la priorité du nom ne reviendrait donc pas à RATZBURG.

Il nous suffira de rappeler ici que le système de *R. rugulosus* comporte essentiellement une galerie maternelle ou galerie de ponte, très généralement orientée dans le sens de l'axe de l'organe, tronc ou branche, qui la porte. A l'intérieur de cette galerie, œuvre de la femelle-mère, et au fur et à mesure du forage, les œufs sont déposés de part et d'autre du couloir, en deux rangées symétriques, dans de petites niches que la femelle colmate ensuite au moyen de moulure de bois fraîche. Ajoutons que pendant le forage, la femelle ingère une partie des débris de bois qui résultent de ce travail.

Les larves écloses des œufs creusent à leur tour, chacune pour son propre compte, une galerie qui, partant du couloir maternel, s'en éloigne d'abord perpendiculairement ; ces galeries larvaires rayonnent ensuite dans diverses directions, se chevauchant et s'enchevêtrant d'un système à l'autre ; leur diamètre, à l'origine très réduit, augmente à mesure que la larve grossit en s'alimentant au cours du forage, des produits de celui-ci. Les galeries larvaires se terminent par une logette nymphale creusée assez avant dans l'aubier (jusqu'à 3-4 mm de profondeur) ; à cette exception près l'ensemble du système est au contraire toujours creusé dans la zone cambiale, à la limite du liber et de l'aubier, mordant à la fois sur les deux, de sorte que son empreinte reste toujours visible sur un bois attaqué, après décortication. La logette nymphale est colmatée par un tampon de moulure de bois non ingérée, très fine et très serrée, alors que le reste du système se trouve finalement comblé de moulure excrémentielle, rejetée par la larve à mesure qu'elle se développe, et mélangée à divers déchets (exuvies, etc...) à laquelle les auteurs anglo-saxons donnent le nom de « frass ». L'imago sortira de la logette en forant directement au-dessus un petit trou circulaire.

A côté de ces systèmes de galeries normaux, on note très souvent la présence d'un autre type de couloirs, sur lesquels PICARD (1921) a le premier attiré l'attention, bien que de nombreux auteurs les aient avant lui figurés, soit par dessins, soit par photographies, sans y attacher semblait-il, autrement d'importance (voir fig. 1).

Il s'agit de galeries également forées par des imagos, mais orientées généralement dans le plan perpendiculaire à l'axe des branches attaquées ; de longueur variable, elles peuvent aussi, sur les organes de faible diamètre, tendre à s'enrouler en spirale. Elles ne servent pas à la ponte, car on n'y remarque pas la présence de niches où seraient déposés les œufs, de sorte que leurs bords sont bien plus nets que ceux des galeries maternelles vraies (elles paraissent, dit PICARD « comme creusées à la gouge »). A de très rares exceptions près, il ne s'y branche aucune galerie larvaire. PICARD pense pouvoir y voir des « lieux d'hibernation », mais nous verrons qu'il n'en est rien, *Ruguloscolytus rugulosus* étant d'ailleurs, dans la région lyonnaise où ont été faites nos observations incapable

d'hiverner à l'état imaginal. Nous avons identifié ces galeries anormales comme étant l'œuvre d'imagos parasités par des Nématodes.

Il faut signaler encore un autre type de dégâts : à savoir, les piqûres de nutrition des imagos ; nous avons vu que les femelles se nourrissent durant la période de ponte, d'une partie de la moulure résultant du

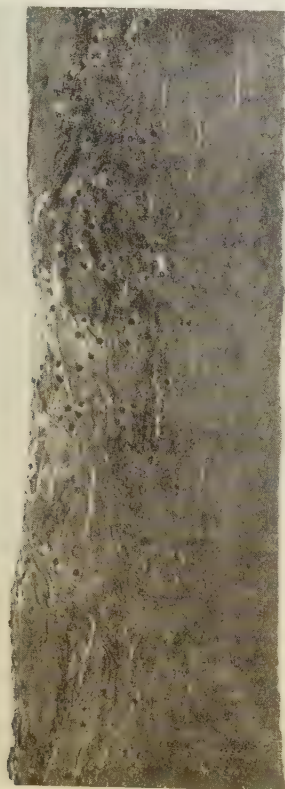


FIG. 1. — Les dégâts de *Ruguloscolytus rugulosus* MULLER (Pêcher ; Saint-Sever — Landes — 1951).
Cliché Sia. Zoo. Agr. S. O. P. Ramadier op.)

forage de la galerie maternelle ; mais, dès avant le commencement de ce travail, les imagos des deux sexes procèdent à de multiples morsures nutritives, qui affectent souvent la forme de petites excavations plus ou moins élargies sous l'écorce, et localisées de préférence sur rameaux jeunes, voire rameaux de l'année, et généralement à l'aisselle de bourgeons. C'est en général un aspect peu connu de l'activité des Scolytides (voir ROEPKE 1940 et 1947).

II. — ÉTHOLOGIE

A. — Aire de répartition.

L'aire de répartition de *Ruguloscolytus rugulosus* est extrêmement étendue ; elle comprend toute l'Europe, jusqu'aux confins du Caucase et du Turkestan, mais aussi le continent américain (États-Unis, Argentine, Chili, Pérou, etc...).

B. — Polyphagie.

C'est essentiellement un ravageur des Rosacées ligneuses, et par conséquent des arbres fruitiers, qu'il attaque tous, avec toutefois semble-t-il, une certaine prédilection pour les Prunoïdées. Il a été trouvé sur de nombreuses espèces végétales, et la synthèse des données publiées par BALACHOWSKY d'une part et GOIDANICH de l'autre (1938) aboutit à la liste suivante (limitée à l'énoncé des genres) de plantes hôtes actuellement recensées :

Alnus, *Amelanchier*, *Amygdalus*, *Betula*, *Cerasus*, *Corylus*, *Crataegus*, *Cydonia*, *Malus*, *Mespilus*, *Pyrus*, *Prunus* (*sensu lato*, comprenant en particulier Prunier, Pêcher, Abricotier et Laurier-Crise) *Rosa*, *Sorbus*, *Ulmus*.

C. — Le déterminisme des attaques.

Pour cette espèce, comme pour presque tous les Scolytides d'une certaine importance économique, se pose le problème du déterminisme des attaques, et des conditions dans lesquelles les végétaux sont susceptibles d'être infestés. Cette question revêt du point de vue écologique, une certaine importance, car la réceptivité du végétal constitue évidemment un important facteur du milieu ; on peut schématiser la question en quelques mots : « L'insecte est-il un ravageur de sujets sains (parasite primaire) ou, au contraire n'est-il qu'un parasite « de faiblesse » attaquant seulement des arbres déjà en voie de dépérissement ou moribonds (parasite secondaire) ? »

Le dépouillement de la bibliographie nous montre qu'aucune réponse susceptible de satisfaire tout le monde, n'a encore pu être fournie, et la controverse demeure bien que les partisans de l'une ou de l'autre thèse avancent à l'appui de leurs affirmations, des preuves, des arguments, ou des observations.

Vers le début du siècle déjà, à propos de graves infestations sur Prunier d'Ente en Agençais, RABATÉ considérait le Scolyte comme seulement un « fossoyeur » d'arbres moribonds et en tout état de cause promis à la mort, s'opposant en cela à PRILLIEUX et DELACROIX : ces derniers,

sans nier l'intervention d'autres causes de mortalité, considéraient cependant le Scolyte comme pouvant déterminer par sa seule activité, la mort des sujets qu'il attaque. GOIDANICH considère *Ruguloscolytus rugulosus* comme un « parasite secondaire » alors que BALACHOWSKY le tient pour « primaire ». D'autres opinions sont plus nuancées et BRENY par exemple (1946) sans contester le fait que le Scolyte puisse se rencontrer sur des sujets affaiblis, le considère cependant comme un ravageur primaire. Inversement FERNALD (1935) déclare que les arbres sains ne sont pas souvent attaqués sauf « quand les insectes deviennent si nombreux qu'il n'y a plus assez d'arbres dépérissants ».

Le fait même que la controverse subsiste devrait inciter à ne tirer de conclusions trop absolues ni dans un sens ni dans un autre. Il est même vraisemblable que certaines de nos connaissances soient encore trop fragmentaires pour qu'il puisse être statué en toute sécurité, le problème étant en effet sans doute beaucoup plus complexe qu'il n'apparaît de prime abord à la lecture de la question dans la forme schématisée dans laquelle nous n'avons posée ci-dessus.

Nos propres observations nous amènent en effet à penser qu'en fait *Ruguloscolytus rugulosus* s'attaque le plus souvent à des sujets en voie de dépérissement, la cause première de celui-ci pouvant d'ailleurs être assez variable. Pourtant, certains cas, dont nous donnons le détail ci-dessous, pouvaient être considérés comme des attaques primaires :

a) En août 1947, à Dardilly (Rhône) un verger de 150 Pêchers et Abricotiers, par ailleurs en bon état sanitaire, est l'objet d'infestations massives qui se traduisent par des exsudations très nombreuses et abondantes de gomme, sur les branches de tous calibres, au niveau des blessures.

b) A la même époque, à Lentilly (Rhône), on note également des attaques très importantes sur Cerisiers « basse-tige » d'une douzaine d'année, en cours de production. Aucun symptôme de dépérissement préalable à l'attaque ne peut être relevé.

c) A la même époque encore, à Saint-Symphorien d'Ozon (Isère) des centaines de Pêchers et d'Abricotiers sont intensément attaqués, sans que des causes de dépérissement antérieur puissent être invoquées.

d) En août 1950 à Chaponost (Rhône) sur Pêcher surtout, on note, dans plusieurs plantations, des infestations assez graves. Dans l'un de ces vergers, une quarantaine de sujets en périssent.

e) En août 1952, à Saint-Genis-Laval (Rhône) des attaques importantes sur Cerisier font de graves dégâts, sans qu'au préalable, les arbres aient manifesté de signes d'amoindrissement.

Il est donc à considérer, qu'il existe des infestations inexplicables par le seul fait que les sujets qui les subissent ont été auparavant plus ou moins débilités pour une cause ou une autre ; à ces divers cas, il faut

aussi rapporter la plupart des observations que nous avons pu faire concernant la nutrition des imagos sur rameaux jeunes d'arbres sains : les blessures ainsi causées sont en effet autant d'orifices par où s'épanche la sève ou la gomme et provoquent par suite un affaiblissement progressif du végétal.

Nous avons procédé à certaines expériences dont le résultat tend à démontrer que le Scolyte n'éprouve pas, d'une façon générale, de répulsion absolue pour des végétaux que l'on peut considérer comme sains.

Nous avons constaté par exemple, que nos tentatives d'élevage au laboratoire étaient toujours couronnées de succès et que les insectes s'attaquaient toujours sans délai aux échantillons de branches mis à leur disposition, même si le prélèvement de ces échantillons était tout à fait récent et le bois encore très frais.

De plus, nous avons à de nombreuses reprises tenté de faire attaquer par les Scolytes, des végétaux sains : Les insectes étaient dans ce but placés dans un manchon de mousseline isolant un tronçon de branche d'un végétal sur pied. Une trentaine d'essais de cet ordre ont eu lieu en 1948 et 1949 sur Pêcher, Abricotier, Prunier, Cerisier, Pommier et Poirier ; nous avons constaté que l'attaque avait toujours lieu et en général dans les vingt-quatre heures. Toutefois, le plus ou moins de succès de ces attaques, et la possibilité pour les femelles de procéder ensuite à la ponte, est fonction des réactions ultérieures plus ou moins vigoureuses, du végétal.

Mais par ailleurs, il semble ne pas pouvoir être mis en doute que certains végétaux présentent des propriétés attractives pour le Scolyte : il est courant par exemple de voir sur un sujet donné, une seule branche attaquée, à l'exclusion des autres ; on peut aussi parfois apercevoir de véritables nuées d'insectes, évoluant autour de certains arbres, et en particulier autour de ceux présentant des branches cassées ; cette dernière constatation est assez fréquente en août, aux heures les plus chaudes de la journée. A plusieurs reprises, nous avons expérimentalement vérifié ce fait : sur les sujets soumis à l'expérience, une seule branche était cassée, soin étant pris de ne pas la briser entièrement, afin qu'elle reste un certain temps encore vivante, et en partie adhérente à l'arbre ; on constate ultérieurement, lorsque des attaques de Scolyte se produisent, qu'elles affectent la seule branche cassée. On peut ainsi pratiquement faire attaquer par *Ruguloscolytus rugulosus* tel organe que l'on désirera, où, et quand on voudra.

Ces faits permettent d'émettre au moins une hypothèse quant au déterminisme des attaques : on peut en effet penser qu'une attraction, d'ordre vraisemblablement chimiotactique, préside à ces phénomènes. Ceci était déjà pressenti par MARTELLI (1915) : lors d'expérience sur les possibilités de dispersion de *Ruguloscolytus rugulosus*, cet auteur cons-

tatait que l'insecte était capable, de distances assez considérables, et malgré l'écran d'autres arbres, de se porter sur certains végétaux présentant des symptômes de dépérissement ; il formule alors l'hypothèse que l'insecte est doué d'un « odorat sélectif » (*odorato squisito*).

Rappelons qu'une supposition de même ordre a été faite par nous-même à propos de *Anisandrus dispar* F. fondée sur l'observation d'une attractivité particulière pour cette espèce, des végétaux dont la sève en fermentation, exhale une forte odeur alcoolique (1954). BUCHANAN fait une constatation analogue pour *Xylosandrus germanus* (BLFD.) qui serait attiré par des arbres ayant reçu une injection d'alcool éthylique. Enfin, nous signalerons que HOFF (1938) pense, pour *Hylesinus fraxini* que « la dégradation de l'amidon dans les écorces attaquées peut constituer un attractif pour les Scolytides, et aider à expliquer leur préférence pour des arbres souffrant de perturbations physiologiques ou pathologiques ».

Les causes premières de dépérissement ou de déficiences invoquées pour tenter d'expliquer la susceptibilité particulière de certains végétaux sont très diverses ; signalons notamment :

a) La réaction du sol : BREXVY insiste sur la nécessité de la maintenir alcaline, en particulier pour le Cerisier.

b) La sécheresse. Une des causes sans doute les plus fréquemment invoquées.

c) L'excès d'humidité, et ses conséquences en certains terrains, sur le système racinaire : Nous avons nous-même constaté le fait à plusieurs reprises le fait (en 1951 en particulier) dans certaines terres « battantes » du Sud-Ouest (boulbènes) : en de nombreux points, des Pêchers ayant souffert d'asphyxie des racines consécutive à un excès d'eau dans le sol, furent par la suite envahis par le Scolyte, faiblement d'ailleurs, l'insecte n'étant pas très abondant cette année-là.

d) Les maladies cryptogamiques (*Monilia* par ex.) ou encore les attaques antérieures d'autres insectes : de fortes attaques de Scolytes ont été ainsi observées dans des Pêcheraies infestées par les Cochenilles (*Aulacaspis pentagona* TARG. en particulier).

Il est évident que tous ces facteurs influent considérablement sur la physiologie et le métabolisme du végétal. On pourrait donc admettre que l'attractivité présentée par celui-ci pour l'insecte, pourrait être conditionnée par divers facteurs, externes ou internes, engendrant un déséquilibre pas toujours apparent, peut-être souvent passager, une sorte d'état de crise dont l'insecte profite pour s'installer.

Les observations de KRAEMER (1950) relatives à certaines espèces de Scolytides du Sapin et de l'Épicéa sont à rapprocher de ce point de vue : l'auteur constate que les attaques se produisent lorsque la pression osmotique de la sève tombe à 7-8 atmosphères alors que la mort de l'arbre ne survient que lorsqu'elle descend à 4 atm. (la normale étant de

10 atm. à la base de l'arbre, dans le bois vivant). Il en conclut que les sujets attaqués ne sont pas forcément dépérissants, mais peuvent être en état de déficience seulement passagère et, parmi les causes de cette chute temporaire de pression osmotique, il note en particulier la sécheresse et les effets d'attaques d'autres ravageurs.

L'un des aspects les plus importants du problème est précisément le fait que le Scolyte s'attaque à des sujets peut-être déséquilibrés, mais dans beaucoup de cas, de façon passagère seulement. Il profite d'un état de crise pour s'implanter et activer ainsi irrémédiablement un processus qui, sans son intervention, pourrait être bénin, ou du moins réversible. Cet argument a déjà été souligné par GOLDANICH, l'auteur qui a sans doute le mieux pesé le problème, et à propos précisément de *Ruguloscolytus rugulosus*. En termes plus généraux, BALACHOWSKY émet à peu près la même opinion lorsqu'il déclare que les pullulations intenses de parasites même « secondaires » sont capables de provoquer des dégâts considérables « par le seul fait qu'elles activent le dépérissement de sujets dont la reprise serait souvent possible ».

Il apparaît par conséquent, même si *Ruguloscolytus rugulosus* était à considérer comme un ravageur essentiellement secondaire (mais précisément tel ne semble pas être absolument le cas lors de pullulations intenses) que l'on est bien fondé à tenter de rechercher les facteurs conditionnant les fluctuations de ses populations, facteurs dont la connaissance peut aider à la prévision de ces pullulations.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE BIOLOGIQUE GÉNÉRALE DE L'INSECTE

I. — PARTICULARITÉS DU MILIEU NATUREL

Durant la quasi totalité de son cycle évolutif, *Ruguloscolytus rugulosus* est strictement inféodé au milieu subcortical : en fait, seule la période, généralement brève, qui sépare l'essor de l'imago du moment où commence le forage, fait exception.

Du point de vue climatique, les conditions de ce biotope subcortical varient nécessairement dans le même sens que les conditions du milieu extérieur, mais, même *a priori*, il est aisé de concevoir qu'elles en diffèrent notablement en valeur absolue, comme dans l'amplitude des variations. Ces différences peuvent d'autre part n'être pas immuables pour les divers échantillons du milieu subcortical, ni, pour un échantillon donné, d'un point par rapport à l'autre.

Or, les conditions du milieu revêtent ici une importance d'autant plus grande que l'insecte les subit passivement, et que les larves (à plus forte raison, les œufs) sont incapables de réagir par le mouvement à une altération éventuelle de ces conditions.

A. — La température subcorticale.

On possède quelques données intéressantes et quelques mesures sur les températures qui sont susceptibles de régner dans le milieu subcortical : elles subissent dans le temps comme dans l'espace, des variations considérables.

GERLACH (*in* GRASSÉ 1937) ayant méthodiquement étudié au moyen de couples thermo-électriques, la température sous l'écorce d'un Pin, la trouve à peu près uniforme sous toutes ses faces, avant le lever du soleil. Ensuite, le secteur atteint par les rayons solaires, accuse le maximum de température du moment ; le maximum journalier absolu est relevé au secteur Sud-Ouest ; les différences entre les maxima des divers secteurs peuvent atteindre une dizaine de degrés.

SAVELY (1939) sur un tronc abattu, trouve que les maxima des températures subcorticales sont en général supérieurs à ceux de la température de l'air ; les différences sont de l'ordre de 10° au cours du mois d'août, de l'ordre de 3 à 4° au mois de décembre.

Des particularités analogues n'ont pas échappé non plus aux auteurs allemands (SCHIMITSCHECK 1931). Mais c'est sans doute à GRAHAM (1920,

1924, 1925, 1952) que l'on doit les études les plus détaillées : il propose en particulier (1952) une classification des différents facteurs pouvant conditionner la température subcorticale :

Caractères de la radiation solaire.

— Intensité.

— Altitude du soleil.

— Angle d'incidence.

Caractères de l'écorce de l'arbre.

— Couleur.

— Surface.

— Structure, composition.

— Épaisseur.

Température de l'air.

Mouvements de l'air.

Évaporation à partir de la surface de l'écorce.

Proximité ou non d'autres surfaces radiantes ou absorbantes.

Nous remarquerons seulement que les divers facteurs ainsi répertoriés ne sont eux-mêmes pas tous simples, mais que pour la plupart, ils sont en fait des résultantes d'autres facteurs. Ainsi, les caractères de la radiation solaire varient selon la saison, l'heure de la journée, le facteur « angle d'incidence » dépend non seulement de la hauteur du soleil sur l'horizon, mais aussi de l'inclinaison de l'organe végétal intéressé ; l'évaporation à partir de la surface de l'écorce peut dépendre à la fois de la structure de celle-ci, de son épaisseur, et de l'humidité relative ou des mouvements de l'air qui l'entoure. Le facteur « proximité d'autres surfaces » fait intervenir le sol avec tous ses caractères propres d'inclinaison, d'humidité, de structure, de couverture végétale, etc...

La température subcorticale est donc, en fin de compte, le résultat d'influences extrêmement diverses, qui ne peuvent d'ailleurs être toutes connues et mesurées avec précision. Le problème se trouve encore compliqué du fait des interactions possibles de toutes ces influences : il est évident par exemple, que selon les cas, un certain nombre de facteurs cumulent en un sens donné, leurs actions respectives, ou au contraire qu'ils tendent à s'annuler réciproquement.

Afin cependant de fixer les idées, nous avons procédé à des mesures de la température subcorticale, dans quelques cas que nous nous sommes efforcé de définir rigoureusement. Nous avons, pour ce faire, inséré sous l'écorce de tronc ou de branches parasités par le Scolyte, de très fins thermomètres (du modèle dit « grain d'orge » avec un réservoir d'un diamètre d'environ 2,5 mm) ; on laisse dépasser la tige en la protégeant du rayonnement direct du soleil par un écran isolant. Bien que plus grossière que celle des couples thermo-électriques, cette méthode nous a permis cependant de relever au moins l'ordre de grandeur des différences observées selon les divers points du milieu subcortical, ainsi que l'ordre de grandeur des différences avec la température de l'air ; cette dernière était, à chaque

observation, prise aux abords immédiats du tronc, à même hauteur par rapport au sol, au moyen d'un petit thermomètre à aspiration.

Nous fournissons comme exemple des résultats obtenus, d'une part (tableau I) les températures subcorticales relevées pendant la dernière

TABLEAU I

Exemples de température du biotope de Ruguloscolytus rugulosus : Températures subcorticales relevées sur branches de Cerisier orientées verticalement à 1 m au-dessus du niveau du sol. Semaine du 24 au 30-4-1952.

N° 1 : Branche de 5 cm de diamètre.

N° 2 : Branche de 2 cm de diamètre.

Date	Total insolation (heures)	Total pluie (mm)	Heure	Température de l'air	Température subcorticale Secteur S.W.		Température subcorticale Secteur N. E.	
					n° 1	n° 2	n° 1	n° 2
24.4	0,0	7,8	9	9	9	9	9	9
			12	12	12	12	12	12
			15	13,5	13	13	13	13
			18	11	11	11	11	11
25.4	0,0	0,4	9	8,5	8	8	8,5	8,5
			12	10,5	10,5	10,5	11	10,5
			15	12	12	12	12	12
			18	10	10	10	10	10
26.4	0,4	12,4	9	11	11	11	11	11
			12	14	15	16	14	14
			15	17	17,5	17	17	17
			18	14,5	14,5	14,5	14,5	14,5
27.4	7,9	0,0	9	16	16	17	20	20
			12	20	22	22	20	21
			15	21	27	27,5	21	23
			18	19	24	24	19	20
28.4	13,0	0,0	9	17	18	18,5	24	25
			12	21	24	24	22	23
			15	21	35	35	23	25,5
			18	19	27	27	20	22
29.4	13,1	0,0	9	16	16	18	26	25
			12	21	35	35	20,5	21
			15	23	35	35	25	28
			18	23	30	30	23	24
30.4	13,2	0,0	9	20	20	21	26,5	27
			12	24	25	25	24	24
			15	25	34	34	25	27
			18	22,5	27	27	22,5	23

semaine d'avril 1952 (4 observations par jour) sur des tronçons de Cerisier de diamètre différent, disposés verticalement à un mètre environ au-dessus du sol, et d'autre part (fig. 2) un graphique représentatif des maxima obtenus sous l'écorce d'un tronc de Cerisier, également vertical, au secteur Sud-Ouest pendant le mois de juillet 1952.

On constate effectivement, que les secteurs exposés au soleil ont

une température subcorticale pouvant excéder celle de l'air de plus d'une dizaine de degrés parfois ; c'est le cas en particulier du secteur Sud-Ouest, insolé aux heures les plus chaudes. Toutefois, ces différences, pour des températures extérieures de même ordre, et même à peu de jours de distance, sont loin d'être constantes en un même point du végétal. Ceci démontre nettement l'intervention d'autres facteurs que la seule température de l'air.

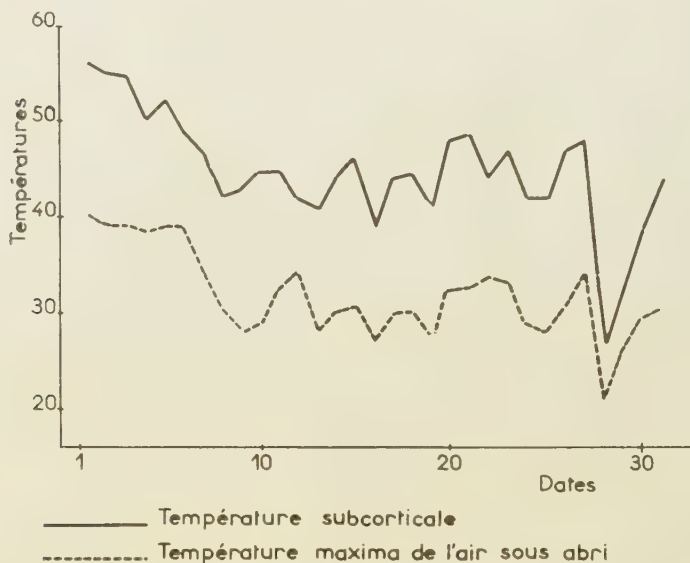


FIG. 2. — Un exemple des conditions microclimatiques du biotope subcortical. Maxima journaliers (15 heures) du mois de juillet 1952 de la température de l'air (trait tireté) et de la température sous l'écorce, au secteur S. W. d'un tronçon de Cerisier de 5 cm de diamètre, à 1 m du sol (trait plein) (Saint-Genis Laval).

Les températures de l'air ont été mesurées au moment de chaque relevé des températures subcorticales à l'aide d'un thermomètre à aspiration, au même niveau par rapport au sol que les thermomètres subcorticaux.

Les données sur les précipitations sont celles de la Station météorologique de l'Observatoire de Lyon à Saint-Genis-Laval (Rhône).

Les données sur l'insolation sont celles de la Station Météorologique de Lyon-Bron.

Au secteur Nord-Est, sauf pendant les premières heures de la journée, les températures subcorticales sont en général plus proches des températures extérieures ; mais il est à noter qu'elles sont plus élevées sur les branches de faible diamètre que sur les branches plus fortes, différence attribuable, au moins en partie, à la conduction de chaleur à travers le

bois, dont les effets encore perceptibles pour les organes assez petits, le deviennent moins lorsque le diamètre augmente.

L'influence des divers facteurs de variation ne se fait donc pas sentir de façon uniforme sur tous les échantillons de branche. L'amplitude des variations dans le temps en un point donné, ainsi que l'amplitude des différences entre divers points à un moment donné, sont elles-mêmes extrêmement variables, et il devient de ce fait bien délicat d'assigner avec quelque certitude une valeur « moyenne » quelconque aux conditions subies par une population donnée d'insectes.

B. — L'humidité dans le milieu subcortical.

IABLOKHOFF (1947) s'appuyant sur des données fournies par des spécialistes du bois, démontre que l'humidité de l'air dans les galeries d'insectes xylophages, n'a que des rapports assez lointains avec les conditions de l'air extérieur.

En effet, le bois (à condition qu'il soit mort récemment, ou récemment coupé, et non le bois décomposé) retient énergiquement l'eau d'imbibition des micelles qui le constituent. Sa teneur en eau à l'air libre ne peut donc descendre au-dessous d'un certain taux (15 à 20 p. 100 en poids par rapport au poids sec). Il s'ensuit que l'humidité relative de l'atmosphère des galeries ne saurait, elle non plus descendre au-dessous d'une certaine valeur, laquelle est, pour une teneur en eau de 15 p. 100, de l'ordre de 75 p. 100.

La limite supérieure d'humidité relative de l'air des galeries n'est autre que la saturation, laquelle se trouverait réalisée lorsque la teneur en eau du bois atteint ou dépasse 30 p. 100 du poids sec (BECKER — 1943 — donne le chiffre de même ordre de 28 p. 100). La teneur en eau du bois peut augmenter progressivement, soit par absorption d'eau atmosphérique, lorsque l'humidité relative de l'air ambiant atteint des valeurs suffisantes, soit du fait des précipitations ; au delà de la capacité d'absorption par les micelles de cellulose, l'eau imbibe les espaces intermicellaires dans une mesure qui dépend, entre autres facteurs, de la nature du bois, de sa constitution, etc... La quantité d'eau ainsi absorbée peut être considérable, mais cette eau est perdue beaucoup plus facilement que celle qui imbibe les micelles.

Un morceau de bois coupé ou mort sur pied fonctionne donc comme un volant hygrométrique à grande inertie ». L'humidité relative de l'air des galeries oscille ainsi entre les limites de 75 et 100 p. 100 selon les conditions climatiques extérieures. Nous avons reproduit (fig. 3) le diagramme déjà fourni par IABLOKHOFF, de la teneur en eau par rapport au poids sec du bois, en fonction de la température et de l'humidité rela-

tive de l'air ambiant. Il est donc possible, d'après le diagramme de déterminer, avec une approximation suffisante, l'humidité relative de l'air (en particulier celui des galeries) connaissant la teneur en eau du bois et la température.

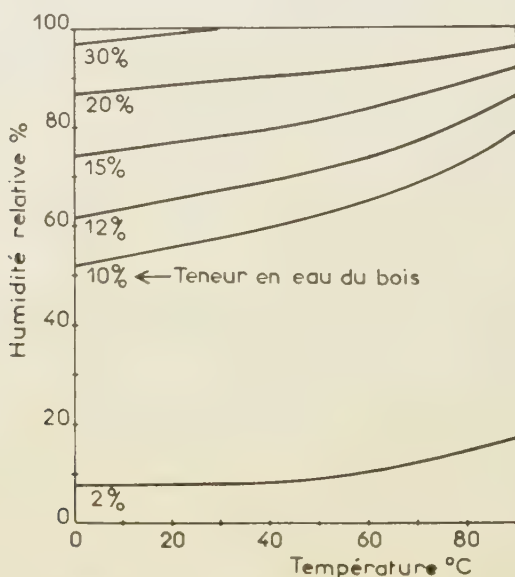


FIG. 3. — Diagramme, d'après VILLIÈRE (in IABLOKHOFF) de l'équilibre hygroscopique du bois.

II. — ÉTUDE DU CYCLE ÉVOLUTIF

A. — Le cycle évolutif dans les conditions naturelles.

D'une façon générale, les divers auteurs sont d'accord pour assigner à *Ruguloscolytus rugulosus* un nombre de générations variable selon les latitudes et les conditions climatiques. Ainsi, PICARD mentionne « une génération dans le Nord de la France, tandis qu'il y en a deux dans l'Hérault » (1921). BALACHOWSKY, ainsi que GOIDANICH, reconnaissent également l'influence des facteurs climatiques, et ce dernier relève deux générations à Fiume en 1925, et une seule en Romagne en 1935-36 et à Fiume en 1936-37.

Certains auteurs américains (in METCALF et FLINT 1928) signalent trois générations dans les régions méridionales. D'autres vont jusqu'à donner comme possible l'existence de 4 et même 5 générations, ce qui est qualifié par GOIDANICH de « tout à fait fantastique », et qui, à l'instar de PICARD ou de BALACHOWSKY, ne laisse pas de nous étonner personnellement quelque peu.

Dans la vallée du Rhône, aux environs de Lyon, nous avons observé le cycle durant cinq années consécutives (de 1950 à 1954 inclus) : il nous est apparu comme se produisant chaque année selon un schéma à peu près identique, dont les traits essentiels sont les suivants :

Hibernation à l'état larvaire (nous verrons plus loin dans quelles conditions). Les adultes issus des larves hivernantes (dénommés dans ce qui suit : Insectes parfaits printaniers ou I. P. P.) commencent leur essor à partir du début de mai. Leur envol peut être immédiat, et les femelles peuvent commencer le forage d'une nouvelle galerie de ponte dès qu'elles ont trouvé un végétal à leur convenance. L'accouplement a lieu à plusieurs reprises durant ce forage, les mâles se tenant immobiles à l'orifice des galeries de ponte, dont ils écartent leurs rivaux éventuels.

TABLEAU II

*Dates d'essor des imagos de Ruguloscolytus rugulosus
dans la région lyonnaise au cours des années 1950 à 1954.*

Année	Premier vol			Deuxième vol		
	St-Genis	Chaponost	Vourles	St-Genis	Chaponost	Vourles
1950.....	27.4			5.8	5.8	
1951.....	2.5	5.5	28.4	4.8	1.8	3.8
1952.....	3.5	3.5		3.8	3.8	
1953.....	3.5	3.5	2.5	2.8	4.8	6.8
1954.....	5.5		5.5	4.8		2.8

L'essor des imagos issus de cette première ponte commence en général au début d'août (insectes parfaits de première génération ou I. P. 1). Ces imagos donnent naissance, de la même manière, à une deuxième génération dont le développement est interrompu à l'entrée de l'hiver, les insectes les plus âgés ayant alors atteint le dernier stade larvaire.

Ce cycle se répète chaque année avec beaucoup de régularité, et les dates d'apparition des imagos ne diffèrent, d'un an à l'autre que de très peu de jours (tableau II). Il correspond au cycle à deux générations déjà défini par PAILLOT (1931) pour cette même vallée du Rhône, à la différence près que nos observations ont été limitées aux environs immédiats de Lyon, et qu'elles ont donné de ce fait des dates d'émergence pour les imagos, un peu plus tardives que les siennes, étendues à des régions plus méridionales : nous avons en effet nous-même constaté à Condrieu, à 30 km seulement au sud de Lyon, mais en un site climatiquement favorisé, que les sorties d'imago en particulier des I. P. P. sont en général en avance de 10 à 15 jours sur les dates indiquées au tableau II.

Pour la bonne compréhension de ce qui suit, nous distinguerons dans ce cycle un certain nombre de phases, dont la durée est évidemment

variable en fonction de la température, mais dont nous donnons ici les durées approximatives à 25°C, d'après les observations que nous avons pu faire sur nos élevages. Ces phases sont :

a) Période de péoviposition : début de forage de la galerie. Période également consacrée par la femelle mère à sa nutrition (ingestion d'une partie de la moulure de bois résultant du forage). Premiers accouplements. Durée : 2 à 5 jours environ.

b) Période de ponte : 20 à 30 jours environ selon les individus, à raison de 2 à 3 œufs par jour.

c) Incubation de l'œuf : 8 à 10 jours environ.

d) Développement larvaire : 30 jours environ.

e) Prénymphose : période s'écoulant entre le moment où la larve, ayant vidé son tube digestif, s'enferme dans la logette nymphale, et celui où la nymphose commence. Durée : 2 à 3 jours.

f) Nymphose : 10 jours environ.

g) Postnymphose : période s'écoulant entre la mue imaginale et l'essor de l'imago. Mélanisation et durcissement des téguments. Forage de l'orifice de sortie. Durée : 1 à 3 jours.

La durée totale minima du cycle évolutif est donc, à la température de 25°C, de l'ordre de 50 à 52 jours.

Particularités du cycle évolutif. L'échelonnement.

On ne saurait cependant, pour une étude écologique, se satisfaire de la détermination du nombre de générations de l'espèce. Cette notion, seule, ne rend pas compte de deux phénomènes qui caractérisent le cycle évolutif de *Ruguloscolytus rugulosus* et dont nous verrons qu'ils peuvent avoir de très importantes répercussions sur le devenir des populations.

Ces particularités sont : d'une part, un arrêt du développement au dernier stade larvaire, moyennant certaines conditions (ce phénomène ayant été mis en évidence surtout par l'étude expérimentale que nous avons faite, de la nymphose il est, pour cette raison, étudié au chapitre suivant) ; d'autre part un considérable échelonnement dans le temps, des cycles individuels.

L'observation dans la nature nous permet en effet de constater que les sorties d'imagos I. P. P. s'échelonnent de début mai à début juillet, et pour les I. P. 1. de début août à début octobre, et même au-delà, pour peu que les conditions climatiques soient favorables : nous avons par exemple observé en fin de saison (3 octobre 1950 à Saint-Genis-Laval ; 10 octobre 1952 à Chaponost) des attaques toutes récentes la ponte de certaines femelles n'étant quelquefois pas même commencée.

Plusieurs ordres de faits sont à l'origine de cet échelonnement :

Il faut en premier lieu se rappeler que la ponte dure assez longtemps ; nous avons vu qu'à 25° de température constante, en élevage, la ponte

d'un individu peut s'étaler sur 20 à 30 jours. Mais de plus, dans la nature, les conditions climatiques, et surtout les conditions microclimatiques subcorticales interviennent, par leur diversité, pour aggraver très sensiblement le phénomène. Elles ont en effet pour conséquence de modifier dans un sens ou dans l'autre, la durée du développement des divers individus d'une même population ; celle-ci peut ainsi se trouver considérablement allongée ou raccourcie par rapport à ce que serait la durée moyenne du développement dans un biotope à conditions climatiques homogènes.

C'est ce qu'illustrent les expériences suivantes :

En 1951, à la fin de l'été, on prélevait dans un foyer de Scolytes, des échantillons de branches attaquées au cours de la saison, à la même époque. Trois lots furent constitués, qui furent immédiatement disposés dans la nature, aux alentours du laboratoire, en trois points différents, choisis en fonction de leur ensoleillement, de façon à créer, pour chacun des lots, des conditions microclimatiques différentes. On prenait soin, grâce à un repérage effectué lors du prélèvement, de respecter l'orientation primitive des branches. On laissait hiverner ces divers lots en leur lieu de dépôt respectif, dont les caractéristiques étaient les suivantes :

— Situation A : à deux mètres d'un mur exposé plein sud ; possibilités d'insolation durant toute la journée.

— Situation B : à deux mètres d'un mur exposé plein nord ; possibilités d'insolation éventuelle pendant les premières heures de la journée seulement.

— Situation C : dans une courette, sans aucune insolation de toute la journée.

(A et C peuvent donc être considérées comme des situations extrêmes, dont B est un des intermédiaires possibles).

Dès l'essor des imagos au printemps suivant, on dénombrait journalièrement, le soir le nombre d'insectes sortis : une épingle, fichée dans chacun des orifices à mesure du dénombrement, permettait d'éviter les erreurs par omission ou par redoublement. Chaque orifice correspondant à de rares exceptions près, à un imago, on avait ainsi, chaque jour, le nombre d'insectes issus de l'échantillon considéré.

Ces expériences furent répétées les années suivantes, en 1952-53, et en 1953-54.

Les résultats des observations des trois années sont traduits graphiquement d'une part à la figure 4 (a à c) qui représente les sorties journalières pour chacun des lots, avec, en regards, les conditions climatiques extérieures de la période correspondante, et d'autre part, à la figure 5 (a à c) qui est la courbe cumulative des sorties en fonction du temps, exprimée pour chaque échantillon en pourcentage du total des insectes finalement issus.

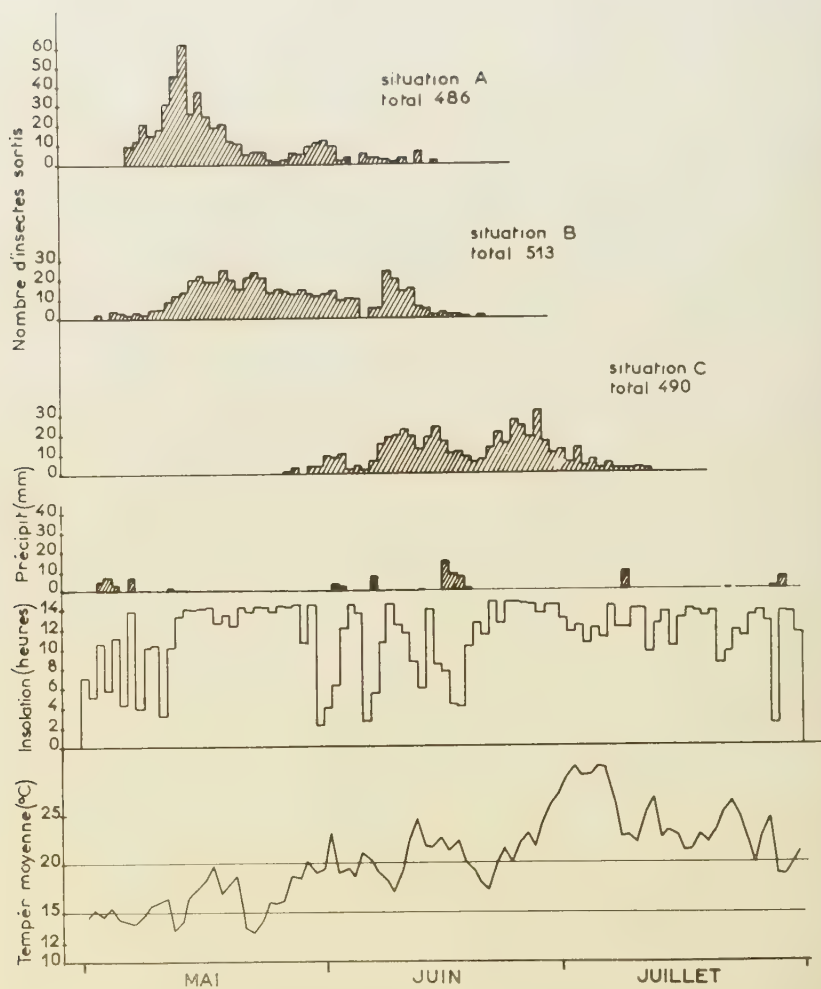


FIG. 4 a. — Relevés journaliers des sorties de *Ruguloscolytus rugulosus* au printemps d'échantillons placés en trois situations différentes (voir texte). Année 1952. En haut à droite de chaque diagramme, le nombre total d'insectes sortis de l'échantillon considéré.

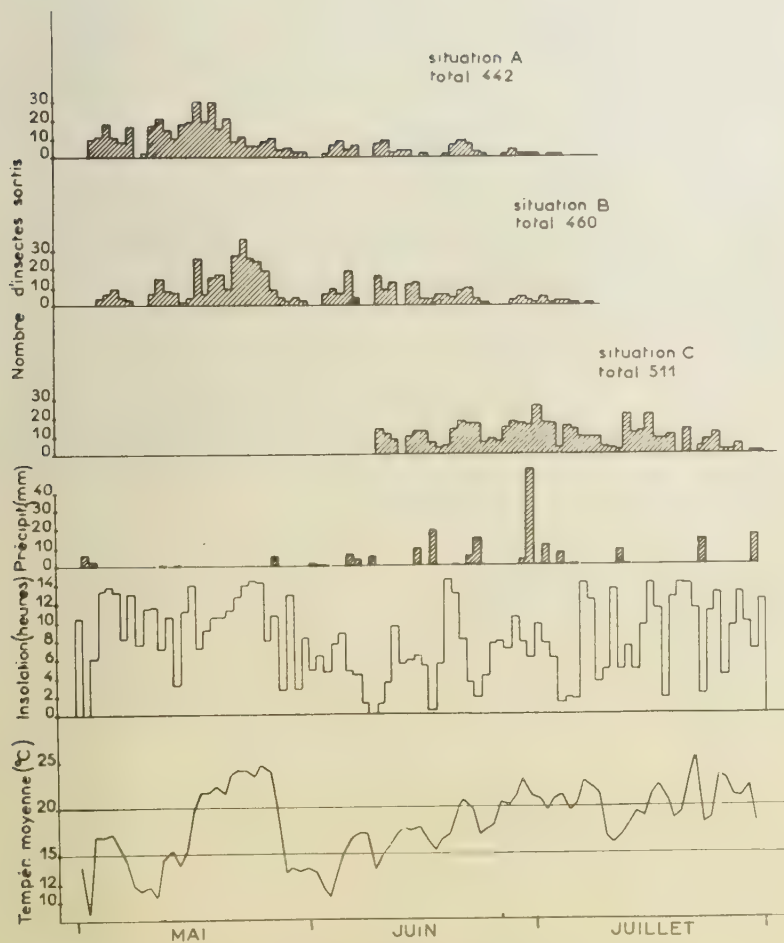


FIG. 4 b. — Même légende que 4a. Année 1953.

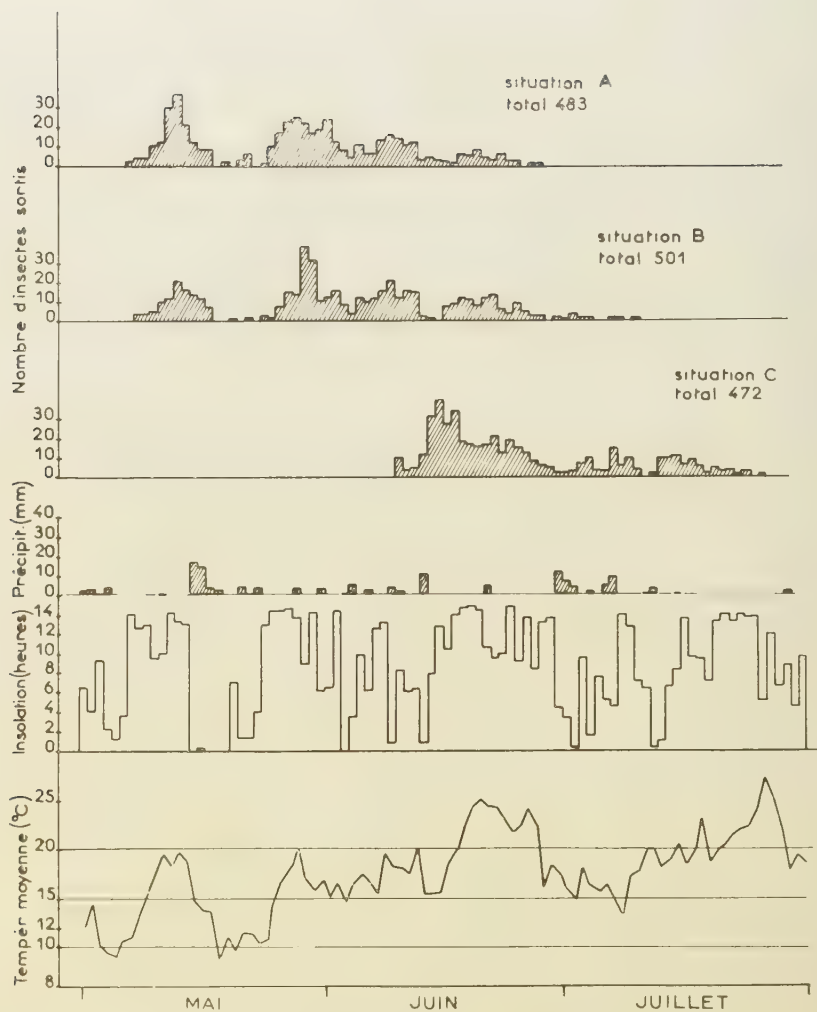


FIG. 4 c. — Même légende que 4 a. Année 1954.

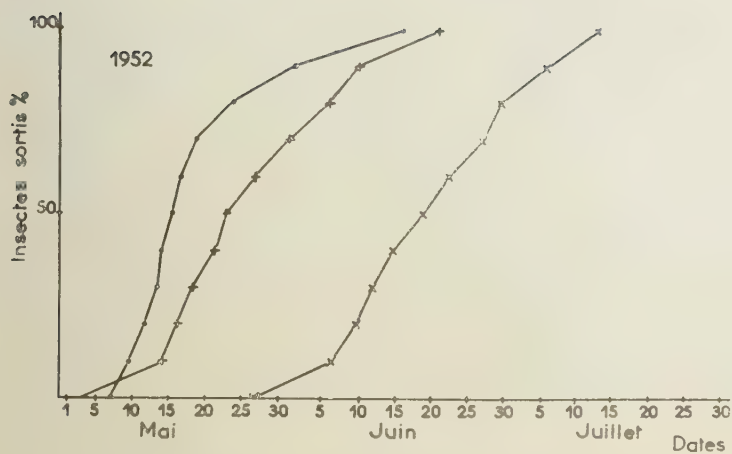


FIG. 5 a. — Courbes cumulatives (en p. 100 du total d'insectes sortis de chaque échantillon) des sorties de *Ruguloscolytus rugulosus* dans les mêmes situations. Année 1952.

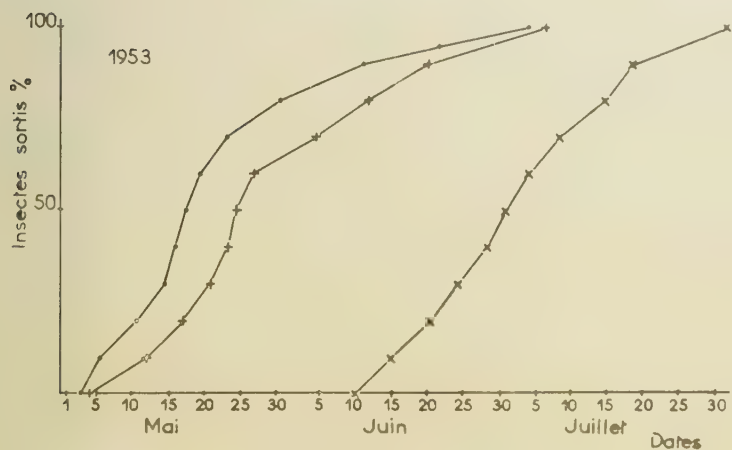


FIG. 5 b. — Même légende que 5 a. Année 1953.

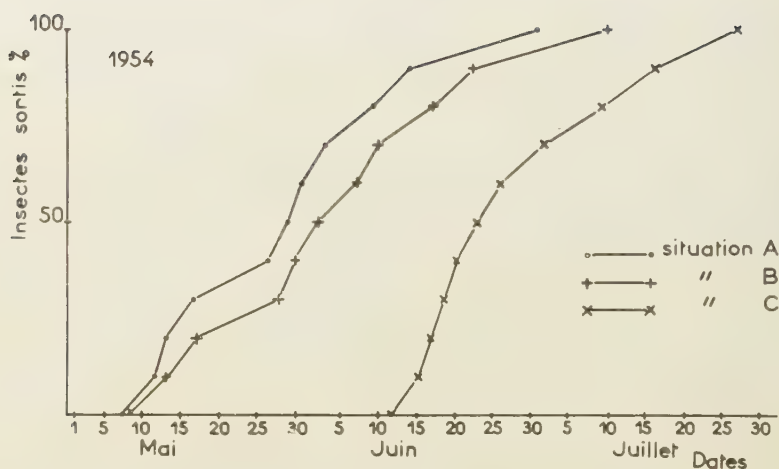


FIG. 5 c. — Même légende que 5 a. Année 1954.

TABLEAU III

Echelonnement des sorties d'imagos de Ruguloscolytus rugulosus en diverses situations. Saint-Genis-Laval années 1952, 1953 et 1954.

	Date de début des sorties	Nombre de jours requis pour l'essor d'une proportion de			Durée totale des sorties (jours)	Nombre total d'insectes sortis
		25 %	50 %	75 %		
1952 :						
situation A (1).....	7 mai	5-6	8	13	40	486
situation B	4 mai	13	19	29	49	513
situation C.....	27 mai	15	23	32	45	490
1953 :						
situation A	3 mai	10	15	24	62	442
situation B	3 mai	17	22	36	67	460
situation C.....	10 juin	12	21	31	51	511
1954 :						
situation A	7 mai	7	21	27	55	483
situation B	18 mai	18	25	35	64	501
situation C.....	12 juin	7	11	26	46	472

(1) Voir dans le texte le détail de ces situations.

L'examen des résultats fait ressortir les faits suivants :

La durée totale des sorties, pour une année donnée, varie d'une situation par rapport à l'autre, mais dans des limites assez restreintes. Quelle que soit en effet la situation, les conditions extérieures agissent nécessairement dans le même sens sur les conditions subcorticales. En C, étant donnée l'époque plus tardive des sorties, époque à laquelle les conditions extérieures se caractérisent précisément par une température plus élevée, la durée totale des sorties arrive même à être inférieure à ce qu'elle est en B.

Les différences résident surtout dans les dates et les cadences d'essor des imagos : l'émergence commence en C, 20 jours après A et B en 1952, et plus de 30 jours après en 1953. En 1952, la plus chaude des trois années, 75 p. 100 des imagos sortent en 13 jours en A ; l'essor d'une proportion identique en B requiert 28 jours (Tableau III). Cependant, la température de l'air, mesurée au thermomètre à aspiration au voisinage immédiat des échantillons, ne présente entre les trois situations que fort peu de différences : elle est parfois un peu plus élevée en A (maximum d'écart observé par rapport à B ou C : $1,5^{\circ}\text{C}$) et encore uniquement aux jours de fortes insulations, par temps calme, sans vent et aux heures les plus chaudes (vers 15 heures).

D'une année par rapport à une autre, on peut observer, pour une situation donnée des influences de même ordre : dans chacune des trois expositions, la durée totale des sorties est considérablement plus élevée en 1953 et 1954 qu'en 1952 qui bénéficia d'un printemps chaud et sec. Remarquons particulièrement l'infléchissement très net de la courbe cumulative des sorties de B pour 1953 (fig. 4 *b*) à partir de fin mai, correspondant à un sensible rafraîchissement de température, accompagné d'abondantes précipitations. Remarquons aussi les 14 jours de différence qui séparent le début des sorties de C en 1952 et 1953.

D'une façon générale on note une diminution nette du nombre des sorties journalières chaque fois que la température baisse, et aussi en cas de pluie (cf. fig. 3) : les « creux » des graphiques représentatifs des sorties, correspondent aux « creux » de la courbe des températures et aux précipitations. En l'absence de tels phénomènes, les émergences se sont régulièrement poursuivies en 1952 en A, et leur diagramme représentatif montrent un seul maximum, très net ; en 1953 au contraire, on note plusieurs « pointes » correspondant à des pointes de température.

Les sorties s'échelonnent donc sur un temps d'autant plus long que la température est plus basse, et au cours d'une même année, sur un temps d'autant plus long que l'échantillon est moins exposé aux facteurs capables de faire varier son microclimat subcortical par rapport au climat extérieur. Entre deux échantillons différemment exposés la différence dans le rythme et la cadence des sorties est d'autant plus marquée que

les conditions climatiques extérieures tendent davantage à faire varier les conditions microclimatiques, c'est-à-dire que le temps est plus chaud et plus ensoleillé.

Les populations de larves qui donnent naissance aux I. P. P. (larves hivernantes) se trouvent, nous le verrons plus loin, en fin d'hiver, en quelque sorte « nivelées » : du point de vue de leur stade de développement, elles sont relativement très homogènes. Or, malgré cela, l'échelonnement des sorties de ces I. P. P., comme nous venons de le voir, peut s'étendre déjà sur un temps considérable, de l'ordre parfois de deux mois.

L'échelonnement des sorties de la génération suivante reproduira évidemment, dans une certaine mesure, celui des I. P. P. ; il sera en outre aggravé du fait de la durée des pontes de ces I. P. P., qui lui donne naissance, ainsi que, dans une mesure analogue, par des différences climatiques de même origine que celles qui influent sur la première génération. Il n'est donc pas étonnant de voir les essors de I. P. I se prolonger jusque très tard dans la saison : en fait, seule l'arrivée de conditions climatiques défavorables empêche les émergences de se poursuivre encore.

B. — Étude expérimentale du cycle évolutif.

Le mode de vie des insectes xylophages les dérobe en général à l'observation directe, et ce fait a constitué, pour notre étude expérimentale de *Ruguloscolytus rugulosus* un obstacle qui n'a pu toujours être entièrement surmonté.

En premier lieu, en effet, les femelles se refusent à pondre ailleurs que dans les galeries qu'elles forent dans les bois : nous avons tenté alors l'élevage de larves transférées de leur milieu naturel sur un milieu artificiel à base de sciure ou de moulure de bois frais recomprimée dans un récipient de verre (nous avons essayé en particulier des tubes ouverts aux deux extrémités, des pots ou des boîtes). Mais ces milieux s'altèrent très rapidement, fermentent et moisissent, ces processus étant d'ailleurs très accélérés sans doute par le fait que la réduction en sciure augmente considérablement les surfaces de contact avec l'air. Le défaut de ventilation dans les récipients utilisés, entretient en outre une humidité excessive, rapidement nuisible aux larves. Enfin, ces larves qui, normalement se déplacent dans leurs galeries en prenant appui sur les parois, ne trouvent pas ici, d'appui suffisant, et sont incapables de bouger ; nous n'avons d'ailleurs jamais pu constater qu'elles aient ingéré quelque peu la nourriture mise à leur disposition.

Nous avons tenté aussi de mettre en œuvre une technique utilisée par KASTON et RIGGS (1937) pour l'étude des stades larvaires d'un Scolytide de l'Orme : elle consiste à placer entre deux lames de verre, des

morceaux d'écorce renfermant des pontes. Nous n'avons abouti qu'à des demi-échecs, dus sans doute à ce que nous opérions sur des écorces minces (au demeurant difficile à détacher) dont le retrait rapide consécutif à leur dessiccation, provoque une séparation de cette écorce des lames de verre auxquelles elle est à l'origine appliquée : les larves tombent donc de leur galerie et se perdent. Si par ailleurs, pour empêcher cette dessiccation, on humidifie constamment le milieu, on retombe dans l'inconvénient d'une trop forte humidité nuisible aux larves.

Il nous a donc été nécessaire, pour essayer d'évaluer les caractéristiques physiologiques du développement de l'espèce, de recourir à des méthodes moins directes. Nous avons mis au point dans ce but, une méthode générale d'élevage sur branches permettant d'obtenir des résultats approchés : on peut en effet, de loin en loin, examiner un certain nombre d'insectes et constater où en est leur développement, en décortiquant une certaine partie des échantillons servant de support à l'élevage, étant entendu que les insectes intéressés par cet examen sont ensuite voués à périr.

Il est cependant possible d'effectuer une étude précise sur le stade nymphal, débarrassé que l'on est alors du souci d'alimenter les insectes ; la nymphose s'effectue très bien *in vitro*.

I. — Méthode générale d'élevage.

Durée du développement à diverses températures.

Pour l'élevage, on utilise des tronçons de branches fraîchement coupés. En principe, conviennent toutes les essences fruitières, mais nous nous sommes servi surtout de Prunier et de Cerisier. Ces tronçons sont placés dans des cartons vitrés (cartons de collection déclassés) ce qui permet l'observation sans manipulations susceptibles de déranger les insectes. En présence de ces bois, on place un nombre quelconque de Scolytes nouvellement éclos. Le tout est placé en étuve, à la température désirée.

Au moins pendant les premiers jours, il est bon de maintenir les cartons à l'obscurité, pour éviter la perte d'une partie des insectes, alors doués de phototropisme positif. L'attaque des bois a lieu pour ainsi dire immédiatement ; seul un nombre restreint de Scolytes vont se perdre dans les recoins du carton. Par la suite, afin d'éviter un dessèchement trop rapide, il est nécessaire de vaporiser à intervalles de temps variables selon la température, un peu d'eau sur les branches (la quantité nécessaire et suffisante pour qu'elles soient entièrement humectées, sans ruissellement). A la température de 25°C par exemple, cette opération aura lieu tous les 4 à 5 jours, tous les 8 jours seulement à 20°.

Les résultats quantitativement les meilleurs de ces élevages nous ont été fournis à la température de 25°, avec une pulvérisation d'eau

tous les 4 à 5 jours, conditions que nous dénommerons dans ce qui suit conditions standard. A 30°, si le développement est effectivement plus rapide, le taux de multiplication obtenu est sensiblement moins élevé.

Par l'application de cette méthode, et par des observations échelonnées des insectes de la façon définie plus haut, nous avons pu établir les durées approximatives de certaines des phases du cycle évolutif. Nous appelons « durée minima du cycle évolutif », le temps qui sépare la mise en présence des bois, des insectes, du jour où sont constatées les premières sorties d'imagos de la génération nouvelle. Les diverses données obtenues sont rassemblées au tableau IV.

TABLEAU IV

*Durées approximatives en fonction de la température,
des principales phases du développement
de Ruguloscolytus rugulosus.*

Température	Préoviposition	Durée de ponte	Incubation	Vie larvaire	Nymphose	Durée totale minima du développement
20°	4 à 9 jours	?	15 — 18 j.	45 — 50 j.	18 — 19 j.	82 — 84 j.
22°	3 à 7 —	?	10 — 13 j.	38 — 42 j.	— 14 j.	65 — 67 j.
25°	2 à 5 —	20 à 30 j.	8 — 10 j.	30 — 35 j.	— 10 j.	50 — 52 j.
30°	1 à 3 —	18 à 25 —	6 — 7 j.	28 — 30 j.	— 7 j.	38 — 40 j.

2° Incubation

On peut obtenir des données approchées sur la durée d'incubation, de la façon suivante : Il est possible de prélever, au niveau de galeries maternelles récemment amorcées, des lambeaux d'écorce qui, en se détachant, moyennant quelques précautions, entraînent avec eux un certain nombre d'œufs. Ces lambeaux sont placés tels quels dans les conditions désirées, et l'éclosion des œufs est observée. Toutefois, l'on ne sait rien de la date exacte de ponte de ces œufs, si bien que l'on ne peut tenir compte, dans les résultats obtenus sur la durée d'incubation, à la rigueur que des deux ou trois derniers de chaque lot. Les données obtenues de la sorte, qui restent quelque peu approximatives sont indiquées également au tableau IV.

3° La nymphose

Seul, le stade nymphal se prête commodément à une étude quelque peu précise de l'influence des conditions extérieures sur sa durée. Il est en effet possible, surtout par exemple au début de l'hiver, de se procurer un nombre important de larves ayant terminé leur développement sans

avoir commencé encore la nymphose, et ce la leur faire effectuer *in vitro*, dans des conditions bien définies, permettant l'observation continue.

a) MÉTHODE D'ÉTUDE. — On extrait en assez grand nombre, des larves de dernier stade, de leur logette nymphale. Elles sont placées dans des verres de montre divisés en casiers individuels de quelques millimètres de côté par des lamelles de verre façonnées à cette fin et collées au baume du Canada (ce travail étant effectué plusieurs mois à l'avance afin que le séchage du baume soit parfait). Chacun des compartiments ainsi délimités reçoit une larve, et l'on peut ainsi en mettre une cinquantaine au moins dans un récipient de 6 mm de diamètre. Ce procédé présente l'avantage de nous permettre de suivre individuellement chaque insecte et de faire les notations nécessaires sans avoir à lui faire subir de manipulations : en effet, chaque larve est affectée d'un numéro d'ordre reporté d'une part sur un croquis repéré de chacun des verres de montre, et d'autre part sur les feuilles de notation.

Les verres de montre ainsi garnis sont placés dans de petits cristallisoirs contenant au fond quelques mm. d'eau ou de CNa sursaturé selon l'humidité relative désirée. Le cristallisoir est fermé non hermétiquement d'une plaque de liège ; un petit thermomètre passant à travers ce liège, a son réservoir au contact immédiat des larves et permet de contrôler la température, par des observations bi-quotidiennes qui permettent de la rectifier par rapport à la température théorique de l'étuve.

Plusieurs de ces dispositifs, contenant tous des insectes de même provenance, sont placés simultanément à diverses températures. Les insectes sont examinés chaque jour à heure fixe, et les modifications qu'ils présentent, notées à mesure qu'elles apparaissent. On connaît ainsi pour chaque larve, la durée de la nymphose, et il est facile d'en tirer ensuite la durée moyenne pour un lot placé à la même température.

Nous signalerons que, pour ces expériences, nous avons considéré comme point de départ de la nymphose, non pas la mue nymphale proprement dite, mais le moment où la larve, ayant déjà subi quelques modifications telles que l'individualisation des ébauches des pattes, et surtout l'évagination de la capsule céphalique, s'est transformée en ce que Russo dans son travail sur *Chaetoptelius vestitus* dénomme « pré-nymph ». Il ne s'agit pas, en fait à proprement parler, d'un stade de l'insecte, et nous avons considéré que ces modifications (qui par exemple apparaissent à 25° 2 à 3 jours avant la mue nymphale) marquent effectivement le début du travail de nymphose. Cette façon de procéder offre en outre l'avantage de réduire très appréciablement les erreurs possibles, en allongeant la durée sur laquelle sont effectués les calculs, et ainsi d'obtenir plus de précision.

b) RÉSULTATS. — Ces expériences ont été conduites aux tempéra-

tures de 15, 18, 20, 22, 25, et 30°, et pour chacune d'elles, aux humidités relatives de 75 et 100 p. 100. Nous nous sommes en effet borné à l'étude de ces deux valeurs de l'hygrométrie, qui constituent les limites possibles dans les conditions naturelles.

Nous n'avons obtenu, dans les délais de notre expérience, la nymphose complète d'aucun insecte à 15°, et seulement un faible pourcentage d'entrée en nymphose (cf. plus loin). L'ensemble des résultats obtenus à 100 p. 100 d'humidité relative est donné au tableau V ; nous donnons par ailleurs la courbe de la durée de nymphose en fonction de la température, construite d'après ces données (fig. 6). Si l'on applique l'équation de BLUNCK-BODENHEIMER à ces résultats, on obtient pour zéro de développement de la nymphose, une température de l'ordre de 14° (on trouve, selon les valeurs confrontées (13°8 à 14°3) ; ceci paraît en accord avec le fait que l'on n'ait obtenu à 15° que très peu d'entrées en nymphose, et que celle-ci ne s'effectue que très lentement.

A l'humidité relative de 75 p. 100, nous n'avons observé que très peu de différences par rapport aux résultats donnés au tableau V pour une hygrométrie de 100 p. 100. Il semblerait cependant que la nymphose soit un peu plus rapide. Par contre, la mortalité, surtout aux températures les plus hautes de 25° et 30° a été, dans nos expériences sensiblement plus élevée à 75 qu'à 100 p. 100 : elle est en effet de l'ordre de 20 p. 100 ou moins encore, à la saturation, alors qu'elle atteignait presque 40 p. 100 à 75 p. 100 d'humidité relative et 25 ou 30° de température. Il semble toutefois que cette mortalité plus forte soit due surtout à l'incapacité dans laquelle se trouvent bon nombre d'insectes de se dépouiller de leur exuvie au moment de la mue nymphale (nous avons pu constater que la nymphose se poursuivait parfois sous la dépouille larvaire non rejetée) ; ceci nous paraît attribuable, du moins en partie, au fait que les larves ne peuvent, dans les conditions de ces expériences, s'aider dans cette mue en prenant appui sur les parois comme elles le feraient dans leur logette, et le phénomène est plus sensible à 75 p. 100 d'humidité relative sans doute en raison d'un certain dessèchement des téguments qui rend la mue moins aisée.

Nous noterons enfin que les jeunes imagos ne sont pas encore complètement mélanisés dès la fin de leur mue imaginale : seuls les yeux, le front, disque du pronotum, la partie médiane des sternites abdominaux ainsi que les mandibules présentent déjà une coloration brun foncé. Le processus de durcissement et de mélanisation des téguments requiert encore de 24 heures à 5 jours selon la température (Phase de postnymphose).

c) LA DIAPAUSE. — Le principal intérêt de ces études expérimentales sur le cycle évolutif, et en particulier sur la nymphose, est d'avoir permis la mise en évidence d'un phénomène d'arrêt du développement,

TABLEAU V

Durée de la nymphose de Ruguloscolytus rugulosus en fonction de la température. Humidité relative 100 p. 100 (lots de 50 insectes).

Température	Température rectifiée (1)	Durée de nymphose	Nombre d'insectes	Durée moyenne de la nymphose
30°	30°	6 jours	6	
		7 —	33	
		8 —	2	6,9 jours
25°	25°3	9 —	9	
		10 —	27	
		11 —	5	9,9 jours
22°	22°1	13 —	7	
		14 —	27	
		15 —	4	13,9 jours
20°	20°	17 —	13	
		18 —	29	
		19 —	2	18,6 jours
18°	18°2	26 —	2	
		27 —	9	
		28 —	19	
		29 —	8	27,8 jours

(1) Température rectifiée = moyenne des observations faites au thermomètre immédiatement au contact des larves.

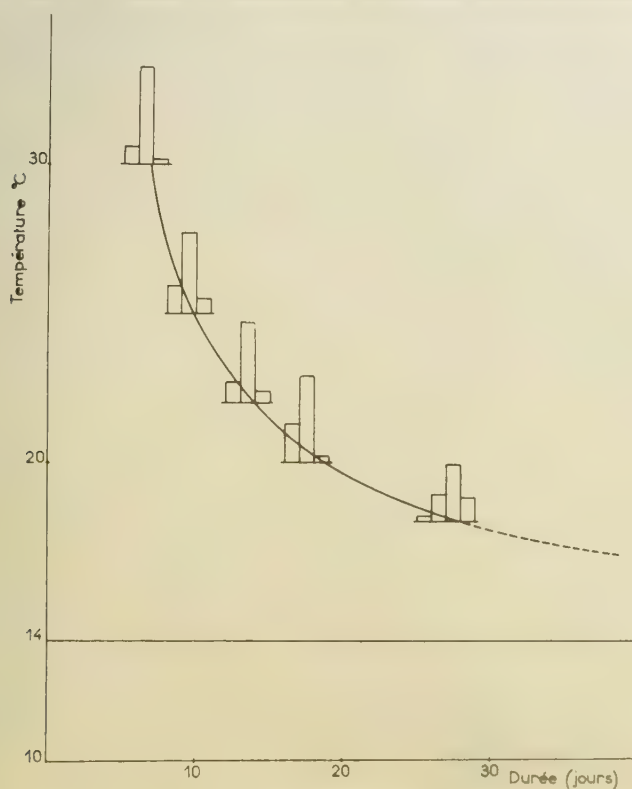


FIG. 6. — Durée de la nymphose de *Ruguloscolytus rugulosus* en fonction de la température.

dont nous avons déjà dit qu'il était de très grande importance pour le devenir des populations.

Prélevons en effet des larves de dernier stade dans leur logette nymphale, à l'entrée de l'hiver, et plaçons-les dans des conditions telles que la nymphose puisse s'accomplir : on constate que celle-ci ne débute qu'au bout d'un certain temps de « latence » assez important et d'ailleurs va-

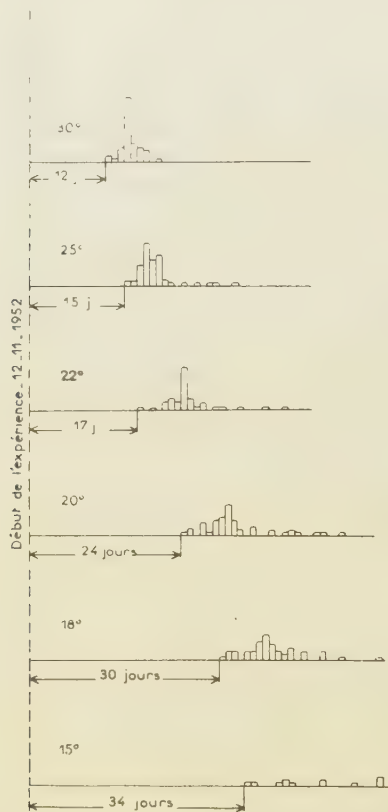


FIG. 7. — Échelonnement et cadence d'entrée en nymphose des larves de *Ruguloscolytus rugulosus* à diverses températures. H. R. 95-100 p. 100. Lots de 50 larves toutes de même provenance, entièrement développées et en diapause dans la logette nymphale, prélevées en même temps à l'entrée de l'hiver.

riable selon la température : à 30° par exemple, les premières nymphoses s'amorcent au bout de 10 à 12 jours environ seulement, au bout d'une quinzaine à 25°, etc... (voir figure 7). Au contraire, les larves prélevées en fin d'hiver, et qui, extérieurement ne présentent aucune différence morphologique par rapport au début de l'hiver, commencent à entrer en nymphose de façon pratiquement immédiate, c'est-à-dire dès le lendemain à 25 ou 30°, deux ou trois jours seulement après, à 20°.

Un phénomène de même ordre peut être constaté lorsque l'on met à l'éclosion des branches parasitées prélevées dans la nature : pour des échantillons prélevés au début de l'hiver, et placés par exemple à 25°, les premières éclosions ne sont obtenues qu'au bout de 30 jours environ, alors même qu'au moment du prélèvement, il existait dans les logettes nymphales des larves de dernier stade apparemment prêtes à la nymphose ; ce délai de 30 jours correspond sensiblement, notons-le au temps de latence de 15 jours observé sur insectes *in vitro* à la même température, augmenté ici de la durée de nymphose et de la durée de postnymphose. Au contraire, les échantillons prélevés en fin d'hiver par exemple au début de février, alors que les nymphoses ne sont pas encore commencées dans la nature, laissent éclore les premiers imagos au bout d'environ 15 jours, délai qui correspond à la durée normale de nymphose à 25° augmentée de la durée de la postnymphose.

Il y a donc, dans les conditions de la nature, apparition chez ces larves (de deuxième génération) d'un phénomène de diapause (le mot étant pris ici dans son acception large) qui interrompt leur développement au dernier stade, avant la nymphose. Ce phénomène ne s'est pas produit dans nos élevages, du moins de façon généralisée et aux températures où la méthode d'observation indirecte que l'on est obligé d'employer permet cette appréciation. Nous avons en effet cherché à examiner si ce temps de « latence » pouvait prendre place dans les cycles évolutifs à diverses températures tels que nous les avons déterminés et tels qu'ils sont indiqués au tableau IV. Dans ce but, nous avons procédé sur des échantillons d'élevage, à des sondages périodiques rapprochés, examinant avant la date présumée de l'apparition des imagos (telle qu'elle pouvait être déterminée par les expériences précédentes) le stade évolutif le plus avancé et en particulier, à partir de quelle date on pouvait observer des larves de dernier stade à fin de développement : or, dans ces élevages, on observe que les larves à fin de développement commencent à forer leur logette nymphale dans les 8 à 11 jours qui précèdent l'éclosion à 30°, dans les 13 à 15 jours à 25° et dans les 28 à 30 jours à 20°. Donc, compte tenu de la durée de nymphose, augmentée de la durée de dré et de postnymphose à chacune de ces températures, il apparaît nettement que ces délais ne laissent pas place au temps de latence indiquant un arrêt du développement survenant au dernier stade.

La figure 7, représente le rythme des entrées en nymphose à diverses températures de lots égaux de larves toutes de même provenance prélevées dans les logettes avant l'hiver ; elle nous indique que, malgré l'homogénéité d'âge et d'origine de ces larves, et bien qu'elles aient été placées simultanément dans leurs conditions respectives, le rythme des entrées en nymphose est d'autant moins rapide que la température est plus basse : 21 jours (dont 12 de « latence ») suffisent à assurer l'entrée en

nymphose de la totalité des larves à 30°, alors qu'il faut 50 jours (dont 24 de latence) à 20°. En fait tout se passe comme si la fin de diapause et l'entrée en nymphose avaient lieu à raison même du rythme de l'arrivée au dernier stade des larves intéressées. Ceci paraît être une indication de ce qu'il ne s'agit pas d'une diapause « vraie » ; mais il ne nous a pas été possible de déterminer jusqu'ici les conditions d'apparition de cet arrêt de développement. Étant donnée d'ailleurs l'orientation donnée à ce travail, la constatation en soi du phénomène revêt ici plus d'importance que son explication. Nous pouvons toutefois émettre quelques hypothèses.

Nous avons déjà dit que cet arrêt de développement ne se produisait pas dans les élevages à température assez élevée : c'est ainsi qu'à 25° de température constante nous avons pu obtenir jusqu'à six générations consécutives de même souche, dont les premières éclosions se succédaient régulièrement tous les 50 à 52 jours. Ce fait semblerait justifier l'hypothèse de l'intervention d'un facteur thermique, agissant par exemple au cours de la vie larvaire, supposition qui peut aussi se fonder sur le fait que, dans la nature, ce phénomène n'intéresse, en ce qui concerne la première génération, que des individus tardifs. C'est d'ailleurs sans doute à cela que l'on doit de ne trouver en fin de saison, que très peu de nymphes dans les galeries, même parmi les insectes de première génération (cf. plus loin : hivernage). Pourtant, à 25°, en élevage, même si la grande majorité des insectes éclôt effectivement de façon telle que la durée totale des éclosions n'excède pas 30 jours (délai qui correspond à la durée de la ponte à cette température) il arrive souvent que certains individus, d'ailleurs en assez faible proportion, se montrent particulièrement tardifs qu'ils éclosent jusqu'à 60 jours après l'apparition des premiers, et qu'ils restent quelquefois un certain temps avant la nymphose, dans leur logette, sans se développer. Cette constatation peut justifier l'hypothèse d'un facteur trophique : la nourriture s'altérant, n'aurait plus la même valeur pour les insectes éclos des derniers œufs pondus que pour les premiers ; cette différence qualitative provoquerait l'arrêt du développement des insectes retardataires, effet en somme analogue à celui qui a été constaté chez un certain nombre de Lépidoptères, chez lesquels l'âge des feuilles dont sont nourries les chenilles constitue un facteur modifiant la proportion des entrées en diapause.

Nous noterons que la vérification, pour confirmation ou infirmation de cette dernière hypothèse apparaît comme de réalisation délicate, alors que l'étude du facteur thermique sera sans doute plus aisée. Il ne peut d'ailleurs *a priori* être exclu que les deux facteurs interviennent simultanément.

4^o Discussion.

Comparons les durées totales du cycle évolutif à diverses températures telles que nous les avons déterminées (tableau IV) aux durées de nymphose aux mêmes températures ; on a :

	Durée totale du cycle évolutif.	Durée de nymphose
à 30°	38 à 40 jours	7 jours
25°	50 à 52 jours	10 jours
22°	65 à 67 jours	14 jours
20°	82 à 84 jours	18-19 jours

On constate que l'ensemble du cycle évolutif, abstraction faite de la nymphose paraît être sensiblement plus rapide que la nymphose seule : en effet, la durée de nymphose aux températures de 30 à 20° est presque dans le rapport de 3 à 1 ; elle est dans le rapport 2 à 1 aux températures de 30 à 22°. Sur l'ensemble du cycle par contre ces rapports de durée ne sont plus respectivement que de 2 à 1 et d'environ 3 à 2.

Plusieurs éléments tels que durée de prénymphe, de préoviposition, de postnymphe ne nous sont pas à chacune de ces températures connus avec suffisamment de précision pour que l'on puisse, par soustraction de la durée totale du développement, en déduire assez exactement les durées de développement embryonnaire et larvaire proprement dits, et leur appliquer ensuite l'équation de BLUNCK-BODENHEIMER. Mais l'on peut déjà conclure des remarques faites, que le zéro de développement, que nous avons vu se situer pour la nymphose aux environs de 14°C, est sans doute sensiblement moins élevé pour les autres stades du cycle évolutif. Cette particularité n'est sans doute pas entièrement étrangère au déterminisme de la diapause, et en tous cas, elle concourt, avec cette dernière au nivellement des populations à l'entrée de l'hiver, puisqu'elle a pour conséquence la possibilité pour les larves encore en cours de développement, de poursuivre celui-ci dans des conditions où la nymphose n'est déjà plus possible de toutes façons, aux larves qui ont terminé le leur.

Il résulte directement de ce que nous avons dit des particularités du milieu naturel subcortical, que les divers individus composant une population donnée de Scolytes, peuvent se trouver soumis à des conditions climatiques, en particulier de température, d'une extrême diversité, même s'il s'agit d'un échantillonnage très restreint d'une population importante.

Nous avons vu par ailleurs qu'il est pratiquement impossible de connaître et de mesurer l'incidence de tous les facteurs de variation qui conditionnent cette température. Il serait donc vain de vouloir affecter à celle-ci, une valeur moyenne quelconque.

Il en résulte que, même si nous avons pu déterminer avec la plus

grande précision, par exemple l'influence de la température sur la durée des divers stades, ces données ne pourraient être valablement appliquées par exemple à la détermination du nombre de génération en un endroit donné, ou à la prévision des dates de sorties. On sait d'ailleurs que les tentatives de cet ordre, telles par exemple que l'application de l'équation de BLUNCK-BODENHEIMER à la recherche de ces éléments chez certaines espèces, donnent lieu à des erreurs, parfois importantes, imputables justement, pour une large part, à l'intervention de facteurs microclimatiques.

En ce qui concerne *Ruguloscolytus rugulosus*, il nous suffira de savoir que, en des années aussi climatiquement dissemblables que par exemple 1951 et 1952, le cycle évolutif se déroule à quelques jours près selon un schéma identique ; ceci peut être considéré comme un indice que les diverses causes de variation de microclimat influant sur la vitesse de développement, arrivent finalement à se compenser, au moins en ce qui concerne les individus les plus précoces. Mais l'on note qu'en dépit de cette identité générale, les pullulations, pour autant que la mesure puisse en être estimée d'après l'intensité des dégâts commis, sont loin de revêtir chaque année la même importance : en 1950 elles étaient par exemple bénignes, alors que de très fortes infestations étaient relevées en 1949, puis en 1952.

Donc, bien plus que de connaître les conditions de développement des insectes avec une minutieuse exactitude, le problème qui se pose est de rechercher leurs conditions de multiplication. On ne peut évidemment pas aborder l'étude de ces dernières sans avoir au moins une idée des premières.

Dans cet ordre d'idées, les expériences relatées ci-dessus présentent un intérêt certain, et leurs résultats constituent une base de travail permettant de situer les principaux rapports entre le climat et l'insecte. Elles ont permis en outre de dégager les particularités du cycle évolutif : échelonnement, dont le rôle important sur le devenir des populations peut être déjà perçu, et diapause, dont on peut pressentir dès maintenant l'utilité notamment comme facteur de survie à l'hivernage.

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE DES FACTEURS DE FLUCTUATION DES POPULATIONS

I. — RAPPEL DE QUELQUES GÉNÉRALITÉS

Les fluctuations de populations sont conditionnées par un certain nombre de facteurs qui, s'opposant aux possibilités théoriques qu'a l'être vivant de se multiplier, tendent à freiner cette multiplication. C'est ce que CHAPMAN (1931) schématise par l'expression suivante :

« Population growth = Biotic potential — Environmental resistance ».

Le « Potentiel biotique » représente l'ensemble des possibilités de multiplication de l'insecte. Il est constitué d'une « somme algébrique » (*ibid.*) d'un certain nombre de caractéristiques de l'espèce. C'est une « expression quantitative du pouvoir dynamique de l'espèce, opposée à la résistance du milieu où elle vit » ; c'est encore « la propriété inhérente d'un organisme à se reproduire et à survivre » (*ibid.*).

A l'opposé, la « Résistance du milieu » est la résultante des effets d'un certain nombre de facteurs qui tendent, chacun dans une mesure variable, à s'opposer à la multiplication de l'espèce, telle qu'elle résulterait de ses possibilités théoriques.

Ces principes définissent l'orientation générale de ce travail. Nous avons d'abord cherché à connaître les éléments fondamentaux du potentiel biotique de l'espèce, c'est-à-dire le rapport numérique des sexes et la fécondité. Ces données doivent permettre par différence, d'examiner et de comparer l'action de divers facteurs de la « résistance du milieu » et d'en donner une valeur au moins relative.

Ces facteurs de résistance du milieu sont habituellement classés en deux grandes catégories : facteurs physiques ou abiotiques d'une part (dont surtout les facteurs climatiques), et facteurs biotiques d'autre part.

Mais GRAHAM (1952) réservant l'expression « facteurs biotiques » aux seuls ennemis naturels, adopte une classification plus nuancée et propose quatre catégories de facteurs :

- Facteurs physiques.
- Facteurs trophiques.
- Facteur « physiologie de la plante hôte ».
- Facteurs biotiques (= ennemis naturels).

Pour des raisons surtout de commodité de l'exposé, nous avons adopté cette dernière classification, mais en traitant en un même chapitre des facteurs trophiques et « physiologie de la plante ». Ces deux groupes dont nous n'avons d'ailleurs pu examiner que certains aspects de l'action,

nous paraissent en effet difficilement séparables, en ce sens par exemple que l'état physiologique du végétal influe directement sur la qualité de la nourriture qu'il constitue.

II. — FACTEURS DU POTENTIEL BIOTIQUE

A. — Rapport numérique des sexes.

Ruguloscolytus rugulosus est une espèce monogame, ce qui peut *a priori* laisser prévoir un rapport des sexes égal à l'unité. Pourtant, n'ayant pas eu connaissance de travaux où ce point ait été explicitement précisé, nous avons jugé utile de l'étudier de près.

Le dimorphisme sexuel de l'espèce est, selon ce que nous avons vu, très peu accusé. On peut à la rigueur distinguer parfois les mâles à leur

TABLEAU VI

Rapport numérique des sexes chez Ruguloscolytus rugulosus.

Origine des échantillons	Total insectes	Mâles	Femelles	P. 100 femelles
1. <i>Les Barroles:</i>				
Prunier 1 ^{re} Gon. 1950	100	49	51	51
2. <i>Chaponost:</i>				
Cerisier 2 ^e Gon. 1951	354	160	194	56,8
3. <i>Chaponost:</i>				
Cerisier 2 ^e Gon. 1951	207	92	115	55,5
4. <i>Elevage:</i>				
Prunier octobre 1951	270	126	144	53,3
5. <i>Elevage:</i>				
Prunier mars 1952	320	158	162	50,6
6. <i>Elevage:</i>				
Prunier mai 1952	100	50	50	50
7. <i>Chaponost:</i>				
Cerisier 1 ^{re} Gon. 1952	152	84	68	44,7
8. <i>Les Barroles:</i>				
Prunier 2 ^e Gon. 1952	234	123	111	47
9. <i>Elevage:</i>				
Prunier novembre 1952	198	95	103	52
10. <i>Saint-Genis:</i>				
Cerisier 2 ^e Gon. 1952	100	50	50	50
11. <i>Saint-Genis:</i>				
Prunier 2 ^e Gon. 1952	141	65	76	53
12. <i>Les Barroles:</i>				
Abricotier 2 ^e Gon. 1952	131	70	61	46,5
13. <i>Les Barroles:</i>				
Abricotier 2 ^e Gon. 1952	207	104	103	50
Récapitulation	2 524	1 226	1 298	51,4

pubescence frontale plus dense, mais ce caractère manque souvent de netteté, et son appréciation peut être subjective ; la méthode manque par conséquent de sûreté, et nous ne sommes jamais arrivé au cours des tentatives que nous avons faites, à faire moins de 10 p. 100 d'erreurs. Il était donc nécessaire de recourir à la dissection. Nous avons donc noté le sexe des insectes, chaque fois que nous avions à disséquer des lots

importants au cours d'une phase quelconque de ce travail. Ces données ont été complétées par des séries disséquées à cette seule fin. L'ensemble des résultats est consigné au tableau VI. Portant sur plus de 2 500 individus de diverses provenances, ces résultats indiquent effectivement que le rapport numérique des sexes de *Ruguloscolytus rugulosus* peut être considéré comme égal à l'unité.

B. — Fécondité.

Sur la fécondité de l'espèce, on ne possède également que peu d'éléments. Seul à notre connaissance GOIDANICH indique que la fécondité des femelles de *Ruguloscolytus rugulosus* varie entre 20 et 100 œufs.

Cependant, si, comme semblent d'ailleurs le confirmer les chiffres que nous avons obtenus, on peut effectivement considérer le nombre de 100 œufs comme la limite supérieure de la fécondité, celui de 20 ne peut *a priori* être retenu comme limite inférieure normale.

Le chiffre que nous avons à retenir doit être en effet représentatif d'un potentiel de fécondité c'est-à-dire que les pontes des insectes sur lesquelles il sera calculé ne doivent pas, en théorie, avoir été affectées par des conditions tendant à les limiter. Si l'on se borne à relever des chiffres dans la nature, ils peuvent avoir été, dans une mesure plus ou moins grande, faussés par l'intervention de facteurs tels que les intempéries, les réactions du végétal-hôte, etc... : on rencontre effectivement dans les conditions naturelles, des galeries maternelles où quelques œufs seulement ont été déposés, pontes qui ne peuvent entrer en ligne de compte pour le calcul d'un potentiel théorique de fécondité, car elles sont manifestement incomplètes.

Là encore, le fait que les femelles se refusent à pondre ailleurs que dans les galeries qu'elles forent, constitue un obstacle. Nous avons donc cherché à déterminer ce potentiel de fécondité par dénombrement des pontes d'insectes maintenus dans les meilleures conditions possibles.

Nous avons dans ce but procédé à des élevages, non pas d'insectes placés en présence de branches arbitrairement choisies par nous, mais d'insectes ayant procédé spontanément à des attaques dans la nature. Des échantillons de végétaux ainsi attaqués étaient recueillis très peu de temps (3 à 4 jours) après le début de l'infestation afin de les soustraire à l'action ultérieure possible des facteurs de mortalité naturels. En opérant avec précaution, et en transférant directement après le prélèvement, les échantillons dans les cartons où seront poursuivis les élevages, on arrive à ne déranger ni les femelles ni les mâles.

Les cartons étaient transférés en étuve, et les élevages conduits dans les conditions optima standard définies plus haut. Après un laps de temps suffisant pour que les pontes puissent être considérées comme terminées

c'est-à-dire au bout de 30 jours, les branches étaient retirées de l'étuve et décortiquées avec soin au niveau en particulier des galeries de ponte. Il est possible alors de déterminer, pour un certain nombre de systèmes, l'importance de la ponte, en totalisant le nombre d'œufs encore en place et le nombre de galeries larvaires.

Sont éliminés des dénombrements, les systèmes chevauchant l'un sur l'autre par leurs galeries larvaires, et les pontes anormales : nous considérons comme critère de « normalité » des pontes le fait que, les œufs

TABLEAU VII
Fécondité potentielle de Ruguloscolytus rugulosus.

Origine de l'échantillon	Nombre de galeries examinées	Chiffres de fécondité relevés	Moyenne
1. Cerisier Chaponost	22	84 — 70 — 68 — 64 — 62 61 — 61 — 60 — 57 — 57 53 — 53 — 52 — 48 — 46 46 — 42 — 37 — 36 — 35 34 — 34	53
2. Cerisier Chaponost	13	62 — 59 — 58 — 54 — 53 52 — 49 — 48 — 44 — 44 39 — 38 — 30	48
3. Cerisier Chaponost	20	89 — 75 — 62 — 59 — 58 58 — 57 — 57 — 56 — 56 55 — 53 — 50 — 49 — 48 43 — 42 — 42 — 40 — 30	54
4. Abricotier Saint-Genis	22	85 — 76 — 69 — 68 — 66 65 — 62 — 61 — 60 — 56 50 — 54 — 54 — 52 — 50 50 — 49 — 47 — 47 — 41 10 — 36	54
5. Abricotier Saint-Genis	18	72 — 70 — 63 — 62 — 60 59 — 58 — 55 — 54 — 54 52 — 49 — 48 — 42 — 38 33 — 31 — 26	51
6. Abricotier Saint-Genis	20	80 — 80 — 73 — 70 — 68 65 — 64 — 60 — 58 — 56 52 — 50 — 49 — 48 — 46 46 — 45 — 40 — 39 — 35	55
7. Abricotier Saint-Genis	10	92 — 75 — 65 — 64 — 52 51 — 47 — 40 — 44 — 38	57
Moyenne générale : 53,4			

(ou les départs de galeries larvaires) sont étroitement juxtaposés, sans solution de continuité, de part et d'autre du couloir de ponte (ajoutons que dans les conditions où nous avons opéré, la grande majorité des pontes paraît « normale »). Il n'est d'autre part pas tenu compte non plus des pontes dont la femelle-mère n'est pas retrouvée : si elle était retrouvée vivante, on vérifiait par dissection, que sa ponte était bien terminée.

Le nombre d'œufs pondus est effectivement très variable selon les individus : les extrêmes que nous avons relevés sont respectivement de 92 et 26 œufs pour une femelle. La moyenne, sur 125 pontes, s'établit à environ 55 œufs (cf. tableau VII). C'est ce chiffre que nous retiendrons.

Le graphique de distribution des femelles selon l'intensité de la ponte (construit selon la fréquence 5 qui correspond sensiblement à deux fois la marge d'erreur que nous estimons possible au dénombrement) semble indiquer que cette distribution est normale. La moyenne retenue peut donc l'être valablement.

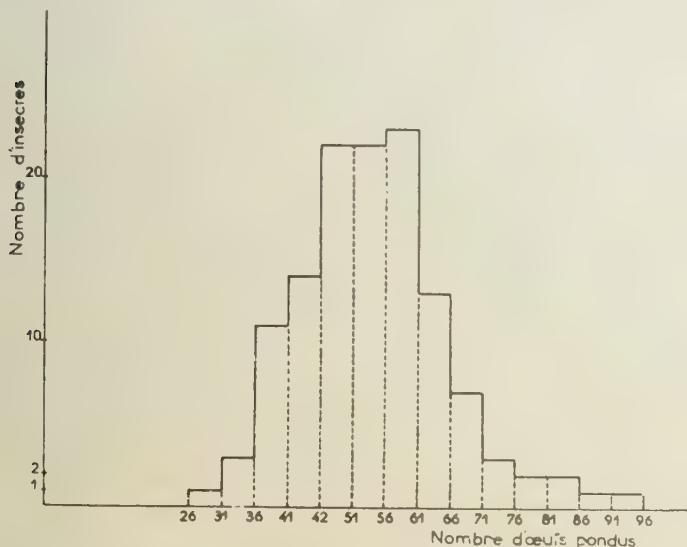


FIG. 8. — Distribution selon l'intensité de la ponte, pour 125 femelles de *Ruguloscolytus rugulosus*.

III. — RÉSISTANCE DU MILIEU : FACTEURS PHYSIQUES

Là encore, le caractère caché, dérobé aux vues, de l'insecte, suscite des difficultés de même ordre que celles sur lesquelles nous avons antérieurement attiré l'attention lorsqu'il s'est agi d'étudier la vitesse du développement pour certains stades.

Dans bien des cas en effet, l'étude des facteurs de mortalité survenant au cours du développement nécessiterait un examen détaillé des populations, opération qui n'est pas possible sans décortication des bois ; une telle manipulation voue à la destruction les insectes encore vivants au moment de cet examen, et l'expérience se trouve alors interrompue à ce point. Le champ des possibilités offertes à l'investigation est de ce fait restreint dans une large mesure, et l'on devra souvent se contenter d'un résultat global final. Il en est de même à plus forte raison des observations sur les populations demeurées dans les conditions de la nature : il faudra donc s'efforcer de déterminer, dans le résultat final observé, la part d'influence qui revient à chacun des divers facteurs.

L'intégration directe aux populations naturelles des résultats obtenus expérimentalement nous est d'autre part interdite par ce que nous savons de la diversité du climat réel du biotope subcortical et de la complexité des facteurs qui le régissent. Cependant, pour l'interprétation des phénomènes observés, la connaissance de certaines caractéristiques éco-physiologiques est indispensable. Le travail de laboratoire qui vise à déterminer ces caractéristiques, considéré non comme une fin en soi, mais comme un complément nécessaire à l'étude des populations naturelles en vue d'expliquer leurs fluctuations, peut ici être borné à la recherche de certains points particuliers dont l'étude reste dans les limites des possibilités permises par le mode de vie de l'insecte.

A. — Études de laboratoire.

1° Recherche du point léthal supérieur.

a) CHEZ L'IMAGO. — La détermination du point léthal supérieur des imagos n'offre pas de grandes difficultés. Nous avons utilisé des bocaux de verre à goulot large d'environ 500 cc contenant au fond soit de l'eau, soit une solution sursaturée de ClNa , pour les humidités relatives respectives de 100 et 75 p. 100. Une bonnette de toile métallique, moins profonde que le récipient, de façon qu'elle ne soit pas en contact avec le liquide, s'emboîte étroitement dans le goulot. Le tout est fermé au liège et placé à l'étuve à la température désirée. Lorsque l'équilibre thermique et hygrométrique est réalisé, un lot d'insectes est rapidement transvasé dans la bonnette.

Nous avons procédé soit à l'exposition brusque des insectes de la température du laboratoire à la température étudiée, soit à une exposition effectuée graduellement, par paliers de 5°.

Les résultats sont indiqués au tableau VIII. Ils ont été pratiquement identiques pour les insectes soumis à l'exposition brutale et pour ceux soumis à l'exposition graduelle. Les expériences conduites à 75 p. 100 d'humidité relative n'ont donné que très peu de différences par rapport à celles faites à la saturation.

À 100 p. 100 d'humidité relative, l'exposition pendant une heure à la température de 40° ne provoque pas de mortalité. Pour cette même durée, à 43°, on observe un faible pourcentage d'insectes tués. Enfin, à 45° une durée d'exposition de 10 minutes provoque déjà une mortalité assez élevée, qui augmente avec le temps, pour devenir pratiquement totale lorsque les insectes sont maintenus une heure à cette température.

Les insectes exposés aux températures de 40 et 43° furent, après expérience, mis en observation : certains lots ont été comparés à un lot

témoin de même importance et de même provenance, mais n'ayant pas subi l'élévation de température, et leur survie examinée, en inanition ; d'autres lots ont été placés en élevage en présence de bois, dans les conditions standart. Il est apparu que les insectes semblaient n'avoir pas souffert de leur passage aux fortes chaleurs : la mortalité des premiers lots était tout à fait comparable à celle des témoins, et dans les seconds lots, on a observé que les femelles étaient parfaitement capables de pondre. On a de même observé la survie des insectes restant des lots soumis à

TABLEAU VIII

Point léthal supérieur des imagos de Ruguloscolytus rugulosus : Mortalité selon la température et la durée d'exposition. Humidité relative : 100 p. 100.

Température	Durée d'exposition (minutes)	P. 100 de mortalité observé	Observations
40°	30	0	Exposition brusque
	60	0	—
43°	10	0	—
	30	0	—
	60	2	—
45°	10	28	—
	30	48	—
	60	95	—
45°	10	20	Exposition graduelle
	30	46	—
	60	100	—
50°	3	100	Exposition brusque
50°	3	100	Exposition graduelle

45° pour les expositions les plus brèves. Là encore, la durée de survie paraissait normale.

On peut donc conclure de ces expériences que la température de 45°C est léthale pour les imagos de *Ruguloscolytus rugulosus*, pour une durée d'exposition variable, selon la résistance individuelle des insectes, entre quelques minutes et une heure.

b) CHEZ LES LARVES. — Le dispositif utilisé a été le même que celui qui avait servi pour l'étude du point léthal supérieur chez les imagos. Dans certains cas cependant, il était difficile de déterminer immédiatement après l'expérience si les larves étaient ou non mortes ; elles étaient alors placées pendant quelques jours en observation en comparaison avec des lots témoins de même importance et de même provenance mais n'ayant pas subi d'exposition à la chaleur.

Les résultats sont donnés au tableau IX.

Après une exposition de 10 minutes à 48° et 100 pour 100 d'humidité relative, les larves réagissent encore toutes parfaitement à l'excitation mécanique, 24 et 48 heures après l'expérience. Pour un temps d'exposition de 30 minutes dans les mêmes conditions, 48 heures après l'expérience,

on note la mort de la moitié des larves ; pour une heure, la mortalité est presque totale vingt-quatre heures après. A 50° et 100 p. 100 d'humidité relative, on observe après une exposition de 10 minutes, à peu près les mêmes phénomènes qu'après 30 minutes à 48° ; la mortalité est totale pour une durée d'exposition de 30 minutes.

TABLEAU IX

Point léthal supérieur des larves de Ruguloscolytus rugulosus.

Température	Hum. rel. p. 100	Durée d'exposition (minutes)	Mortalité p. 100 constatée			Observations
			immédia- tement après expos.	24 heures après exposition	48 heures après exposition	
43°	75	10	0	2	2	
		30	0	4	6	
		60	0	2	4	
48°	75	10	2	2	2	
		30	0	0	0	
		60	0	2	2	
50°	75	25	? ⁽¹⁾	10	50	La plupart des survivants sont en état de torpeur et ne réagissent que très faiblement à l'excitation mécanique.
		30	?	80	100	
52°	75	10	100	—	—	
		30	100	—	—	
		10	0	0	0	
48°	100	30	?	10	50	Même remarque que ci- dessus en ce qui con- cerne les survivants.
		60	?	96	96	
		10	?	10	48	
50°	100	30	?	100	—	

(1) Les points d'interrogation indiquent que la discrimination des morts et des vivants aussitôt après l'expérience n'était pas possible, en raison de l'état de torpeur dans lequel se trouvaient les insectes.

A l'hygrométrie 75 p. 100, les larves paraissent résister un peu mieux à la chaleur : on note en particulier à 48° que les larves survivent toutes à une exposition d'une heure. A 50°, après 10 minutes, on note encore 90 p. 100 de survie 24 heures après l'expérience, et 50 p. 100, 48 heures après.

Toutefois ces survivants sont en état de torpeur profonde et ne réagissent que faiblement à l'excitation mécanique. Toujours à 50°, la mortalité est totale au bout de 48 heures pour une exposition de 30 minutes. A 52°, elle est totale pour une durée de 10 minutes.

On peut donc dire, malgré les légères différences observées aux deux hydrométries, que le point léthal supérieur des larves de *Ruguloscolytus rugulosus* se situe vers 48-50°.

c) CHEZ LES ŒUFS. — Les œufs de *Ruguloscolytus rugulosus* sont extrêmement fragiles, et de plus fortement colmatés dans leur niche, avec de la moulure de bois fraîche. Il est donc difficile de les isoler et de les manipuler sans les léser.

Nous avons procédé de la même façon que pour l'étude de leur développement, c'est-à-dire, en détachant au scalpel, au niveau des galeries de ponte, et en suivant la direction présumée de celles-ci, des lambeaux d'écorce suffisamment épais pour qu'un certain nombre d'œufs soient en même temps entraînés, mais suffisamment minces pour ne pas détacher des lambeaux d'aubier. En retournant, face interne vers l'extérieur, les parcelles ainsi détachées, les œufs sont visibles. Plusieurs de ces fragments d'écorce porteurs d'œufs, laissés tels quels afin de faciliter les manipulations, sont placés dans un verre de montre. Ce dernier est alors placé, pour le temps voulu, dans un petit cristallisoir contenant un peu d'eau afin de saturer l'atmosphère, et préalablement maintenu à l'étuve à la température désirée.

Immédiatement après l'expérience, le verre de montre est retiré, et placé à 25° température à laquelle seront observées les éclosions. La proportion de celles-ci par rapport au nombre d'œufs mis en expérience (nombre qui est déterminé à la fin) est le critère utilisé pour l'appréciation de l'action des températures élevées.

Nous n'avons opéré ici qu'à l'humidité relative de 100 p. 100. En effet les œufs étant naturellement pondus sur des bois encore en sève et riches en humidité, il n'était pas utile de rechercher les résultats en atmo-

TABLEAU X

Point léthal supérieur des œufs de Ruguloscolytus rugulosus
(humidité relative 100 p. 100).

Température	Durée d'exposition	Nombre d'œufs	Nombre d'œufs éclos à 25° après passage à la tem- pérature ci-contre	Mortalité p. 100
35°	30 min.	43	39	16
	—	38	30	
	60 min.	52	47	10
40°	10 min.	47	42	11
	—	50	45	
	—	57	50	
	30 min.	63	54	15
	—	38	31	
	60 min.	52	38	20
42°	—	50	42	
	—	61	50	
	10 min.	57	47	30
	—	68	41	
	30 min.	43	22	40
	—	47	30	
	—	60	37	
	60 min.	36	17	48
	—	39	12	
	10 min.	44	6	93
45°	—	45	0	
	30 min.	50	0	
	—	35	0	100

sphère plus sèche. Le conditionnement à 75 p. 100 d'hygrométrie des expériences précitées eût d'ailleurs été aléatoire, puisque les écorces étant encore humides, on ne pouvait être certain que c'était bien ce degré hygrométrique qui régnait localement au voisinage immédiat des œufs.

Les résultats obtenus sont résumés au tableau X. On voit qu'ils manquent un peu de précision et ne sont pas très réguliers : un certain nombre d'œufs peuvent, en effet, et malgré les précautions prises se trouver lésés en cours de manipulation ; il faut tenir compte aussi du fait que peut intervenir une certaine mortalité naturelle pendant le développement embryonnaire ; enfin, dans les conditions où sont effectués les prélèvements, il n'est pas possible d'obtenir des lots suffisants d'œufs d'âge absolument uniforme. Les œufs que nous avons utilisés provenaient d'élevages à 25° et étaient d'âge échelonné sur environ 4 à 5 jours.

On peut cependant noter que la mortalité commence à être importante pour les œufs exposés à 42°, et qu'elle semble totale pour une demi-heure d'exposition à 45°. Nous admettrons donc que les températures de 42 à 45° peuvent être léthales pour les œufs de *Ruguloscolytus rugulosus*.

2° Action de l'humidité aux températures de développement.

On ne possède que très peu d'éléments expérimentaux sur l'influence de l'humidité sur la survie des insectes xylophages, ce qui tient sans doute aux difficultés que présente le conditionnement en hygrométrie du milieu où il vivent.

Nous avons vu que l'élevage sur milieu artificiel de *Ruguloscolytus rugulosus* n'avait pu être réalisé de façon pratique. Il fallait donc recourir à l'élevage sur bois, comme nous l'avons pratiqué. On aurait pu tenter au préalable de placer les échantillons à faire attaquer par les insectes, en atmosphère conditionnée par une solution saline adéquate, assez longtemps à l'avance pour que l'équilibre hygroscopique du bois avec le milieu extérieur fût établi dès le début de l'élevage, et poursuivre celui-ci dans les mêmes conditions.

Mais l'on sait que, dans les conditions naturelles, la limite inférieure d'humidité relative pour l'air des galeries de xylophages est de l'ordre de 75 p. 100. D'autre part, *Ruguloscolytus rugulosus* s'attaque toujours à des bois encore en sève bien que celle-ci souvent ne circule plus ou ne circule que mal ; par conséquent, il y trouve, au moins au début, des conditions hygrométriques voisines de la saturation. Enfin, nous avons constaté que l'élevage au laboratoire sur des bois préalablement conditionnés à 75 p. 100 d'humidité relative ne réussit pas : ces bois ne sont que très peu attaqués, les pontes y sont très peu nombreuses, et les éclosions pratiquement inexistantes.

L'étude de ce facteur paraît donc n'offrir qu'un intérêt réduit. Il paraissait intéressant cependant de rechercher l'influence des conditions d'humidité externes, c'est-à-dire, dans la nature, de l'humidité atmosphérique, des précipitations, etc.

IABLOKHOFF démontre en effet que le fonctionnement comme « volants hygrométriques à grande inertie » des troncs ou des branches morts sur pied, provoque, lorsque leur teneur en eau est supérieure à celle que commanderait l'humidité atmosphérique, une évaporation au niveau de l'interface air-bois, dont l'intensité est précisément fonction de l'humidité relative de l'atmosphère ; cette évaporation détermine de l'intérieur vers l'extérieur du bois, un appel d'eau qui a entre autres pour effet de donner naissance, au voisinage immédiat des troncs, à un manchon d'air plus humide que l'air ambiant, et dont l'hygrométrie décroît à mesure qu'on s'éloigne du bois jusqu'à équilibre avec l'humidité relative de l'air extérieur au moment considéré.

Très vraisemblablement, cet appel d'eau assure également la ventilation du milieu subcortical. On peut supposer que s'il ne se produit pas, ou s'il se produit mal, c'est-à-dire lorsque l'air atmosphérique est très humide, le défaut de ventilation qui en résulte, ralentit les échanges des insectes, et peut être à l'origine d'une certaine mortalité ; ceci d'autant plus que les phénomènes atmosphériques qui déterminent une humidité relative élevée de l'air (précipitations, brouillards, etc.) ont également pour effet de saturer le bois d'eau, et abstraction faite de l'effet purement mécanique de « noyade » que pourrait provoquer chez les insectes une très forte saturation en eau de ces bois. Enfin, l'humidité favorise sans doute la prolifération de germes pathogènes pour les insectes, et aussi d'organismes altérant rapidement leur aliment, dernier facteur qui se trouverait acquérir un effet d'autant plus sensible que le développement du Scolyte est ralenti par les abaissements de température qui sont en général le corollaire de précipitations abondantes et prolongées.

Donc, bien que vraisemblablement surtout indirecte, l'action de l'humidité, et en particulier de l'excès d'humidité sur la survie du Scolyte, n'est certainement pas négligeable. Confirmation peut en être trouvée dans les observations faites dans la nature sur diverses espèces, par différents auteurs (BERAN, 1934 ; SCHIMITSCHECK, 1931) et même au besoin par nos propres observations sur *Ruguloscolytus rugulosus* (cf. plus loin).

Nous avons cependant procédé à quelques expériences d'élevage destinées à préciser ce point. Là encore le déroulement de ces expériences n'a pu être suivi de bout en bout, du fait du mode de vie de l'insecte, et nous sommes obligés de nous borner à examiner le résultat final d'élevages conduits en diverses conditions.

Nous avons opéré à la température de 25°, mais en effectuant journellement pendant toute la durée du cycle, des pulvérisations d'eau abondantes destinées à maintenir la saturation des bois, en même temps que l'humidité saturante de l'air des boîtes servant à ces élevages était assurée par des récipients contenant de l'eau.

TABLEAU XI

Taux de multiplication de Ruguloscolytus rugulosus obtenu en élevage à 25° dans des conditions de saturation hygrométrique constante.

	Nombre de familles	Scolytes éclos	Taux de multiplication moyen
Exp. n° 1	7	12	2,2
	5	19	
	12	31	
	8	9	
	32	71	
Exp. n° 2	5	37	4,0
	8	19	
	4	29	
	10	36	
	5	22	
	6	10	
	38	153	
Exp. n° 3	9	21	3,8
	4	16	
	5	29	
	9	28	
	27	94	
Exp. n° 4	10	40	3,8
	7	22	
	2	12	
	6	21	
	25	95	

Les résultats sont consignés au tableau XI. Ils sont à comparer avec ceux d'élevages effectués dans les conditions « standard » et notamment avec ceux du tableau XXIV menés sur des bois provenant du même individu végétal (un prunier) ; dans le cas des conditions « standard », le taux de multiplication, là où n'est pas réalisée la surpopulation, n'a d'autres limites que la fécondité, tandis qu'il plafonne autour de 6-7 et qu'il est dans plusieurs cas même inférieur, dans les élevages maintenus à saturation hygrométrique constante.

Bien que fragmentaires, ces expériences, jointes aux observations faites dans la nature, permettent donc de conclure à une influence importante des excès d'humidité sur la mortalité de *Ruguloscolytus rugulosus*.

3° Survie aux températures basses.

La mortalité au cours de l'hiver, dépend essentiellement des possibilités de survie de l'insecte aux températures inférieures au zéro de développement.

La recherche du point léthal inférieur proprement dit ne nous a pas paru indispensable : en effet, et bien que l'on ne puisse en fait transférer à une espèce donnée les résultats obtenus sur d'autres, ce que l'on sait du point léthal inférieur des Scolytides paraît indiquer qu'il se situe extrêmement bas : par exemple *Ips typographus* survit très bien à un séjour de 80 jours à -10°C à l'état imaginal auquel il hiverne d'ailleurs normalement (KÜHN, 1949) : les observations de KEEN et FURNISS (1937) indiquent que les larves de *Dendroctonus brevicornis* sont capables de survivre à de très basses températures, la mortalité totale dans la nature n'étant atteinte que dans les stations où elles descendent en hiver à -44°F ($= -42^{\circ}\text{C}$). De notre côté, nous avons pu observer que les jeunes larves de premier et deuxième stade de *Ruguloscolytus rugulosus* pouvaient survivre à un séjour d'un mois à -10°C , température la plus basse que nous pouvions atteindre avec l'équipement dont nous disposions ⁽¹⁾.

Nous avons donc étudié la survie des divers stades de *Ruguloscolytus rugulosus* à températures constantes, dans les limites seulement des températures ordinaires des hivers de la région lyonnaise. Les renseignements que nous avons ainsi obtenus paraissent suffisants à expliquer les causes de la mortalité hivernale, bien que les fluctuations de température puissent elles aussi jouer un rôle important, qui est vraisemblablement d'accélérer cette mortalité.

En raison de l'importance particulière des larves dans les populations hivernantes, nous leur avons accordé une attention particulière, sans pour autant négliger les imagos et les œufs, bien qu'ils ne survivent pas à l'hiver, dans la nature (cf. plus loin).

a) *Survie des imagos*. — Aux températures de -5°C à $+10$, la survie des imagos de *Ruguloscolytus rugulosus* est d'environ 10 jours à un mois (voir le détail au tableau XII). La mortalité est sensiblement la même pour les insectes exposés brusquement à la température basse que pour ceux exposés graduellement, par paliers d'environ 5° . De même, nous n'avons pas observé de différences notables selon que les insectes étaient mis au froid, à nu directement dans un récipient de

⁽¹⁾ Nous avons depuis, et à la suite du dur hiver 1955-1956, fait une intéressante observation dans la nature : dans une localité du Lot-et-Garonne où la température avait atteint en février 1956, un minimum de -22°C , nous avons examiné un échantillon de population de *Ruguloscolytus rugulosus* sur Pêcher à la date du 30 mars suivant. Comme il est normal à cette époque, seules survivaient les larves de dernier stade en logettes nymphales (cf. plus loin) ; la proportion de survie de ces larves était, en dépit des basses températures enregistrées en hiver, absolument normale, de l'ordre de 95 p. 100.

verre, ou sur des bois, dans des galeries dont ils avaient commencé le forage.

TABLEAU XII

Survie aux basses températures des imagos de Ruguloscolytus rugulosus.
Humidité relative : 100 %. Lots de 100 insectes.

Température	Mortalité p. 100 au bout de :				
	7 jours	14 jours	21 jours	28 jours	35 jours
- 4° (± 1)	60	92	100		
0° (± 1)	20	43	64	95	100
5° (± 1)	45	91	98	100	
8° (± 1)	15	29	58	82	100

b) *Survie des œufs.* — Les prélèvements d'œufs ont été faits de la même façon que précédemment pour l'étude du point léthal supérieur. Les fragments d'écorce étaient placés à la température désirée et leurs possibilités d'éclosion examinées après expérience, l'étude à 25°. Les résultats sont donnés au tableau XIII et permettent de conclure que leur survie, plus ou moins longue selon la température d'exposition au froid, ne dépasse pas 30 jours à 9°C.

TABLEAU XIII

Survie aux basses températures des œufs de Ruguloscolytus rugulosus.
Humidité relative : 100 %

Température	Durée d'exposition	Nombre d'œufs	Nombre d'œufs éclos à 25° après exposition aux températures ci-contre	Mortalité p. 100
0° (± 1)	10 jours	42	31	26
	20 —	47	22	53
	30 —	80	7	91
4° (± 1)	10 —	39	26	33
	20 —	62	30	51
	30 —	60	2	96
5° (± 1)	10 —	54	44	18
	20 —	57	12	78
	30 —	69	0	100

c) *Survie des larves. Action combinée de la température et de l'humidité relative.* — Nous avons jugé utile ici de distinguer d'une part les larves « en diapause » ayant terminé leur développement et encloses dans leurs logettes nymphales, et d'autre part les larves des autres stades, incomplètement développées, en raison des particularités physiologiques pouvant être *a priori* le fait des premières, et à la suite de certaines observations dans la nature.

On a donc constitué un certain nombre de larves de chacune de ces deux catégories, prélevées au début de l'hiver, en même temps, sur les

mêmes échantillons. Chaque lot était placé dans un verre de montre, lui-même mis ensuite dans une boîte de Pétri dont le fond était garni soit d'une solution de ClNa sursaturée (conditionnement à 75 p. 100 d'H.R.) soit d'eau (conditionnement à 100 p. 100 d'H.R.). Afin d'éviter le ruissellement des condensations dans ces dernières, on interpose entre boîte et couvercle, un papier filtre, renouvelé par la suite aussi souvent que nécessaire.

Les lots de larves ainsi préparés étaient placés simultanément dans un réfrigérateur à plusieurs compartiments, et répartis aux températures : $0^{\circ} (\pm 1)$, $4^{\circ} (\pm 1)$ et $8^{\circ} (\pm 1)$. La mortalité était relevée tous les quinze jours.

Une première série d'expériences nous amena à constater, malgré un lavage préalable soigneux des larves et de la vaisselle employée, un développement important de moisissures saprophytes dans certains lots de larves ; d'insectes déjà morts, ces champignons semblaient passer sur des larves encore vivantes. Pour remédier à cet inconvénient, susceptible d'altérer les résultats, nous avons renouvelé ces expériences en utilisant cette fois des verres de montre compartimentés, semblables à ceux décrits plus haut que nous avons utilisés pour les expériences sur la nymphose. Une seule larve étant placée par compartiment, on observait encore çà et là le développement de moisissures sur les mortes, mais plus de transport sur les insectes encore vivants. Finalement, les résultats des deux séries ont été presque rigoureusement identiques ; ils ont été de ce fait groupés et résumés aux tableaux XIV et XIV *bis* et figurés ensemble aux figures 9 et 9 *bis*.

Les principales constatations qui ressortent de l'examen de ces résultats sont les suivantes :

D'une façon générale, la mortalité est d'autant plus rapide, et finalement d'autant plus élevée, pour les deux catégories de larves, que la température est plus forte.

Aux températures les plus élevées, la saturation hygrométrique provoque chez les larves jeunes (non en diapause au moment du prélèvement) une mortalité très rapidement totale, alors qu'à 0° , l'humidité relative 100 p. 100 paraît ne pas jouer de rôle déterminant dans la mortalité par rapport à celle de 75 p. 100.

La mortalité des larves prélevées dans les logettes nymphales et ayant terminé leur développement est dans tous les cas moins rapide et finalement moins élevée que celle des lots correspondants de la catégorie précédente ; excepté à 8°C et 100 p. 100 d'H.R., où elle est très rapidement totale. Mais, même à 4° , à saturation, la mortalité en fin d'expérience reste assez considérable (63 p. 100) et bien plus élevée que celle constatée dans la nature en fin d'hiver, alors que les conditions hygrométriques sont les mêmes (cf. plus loin). Il y a donc une contradiction

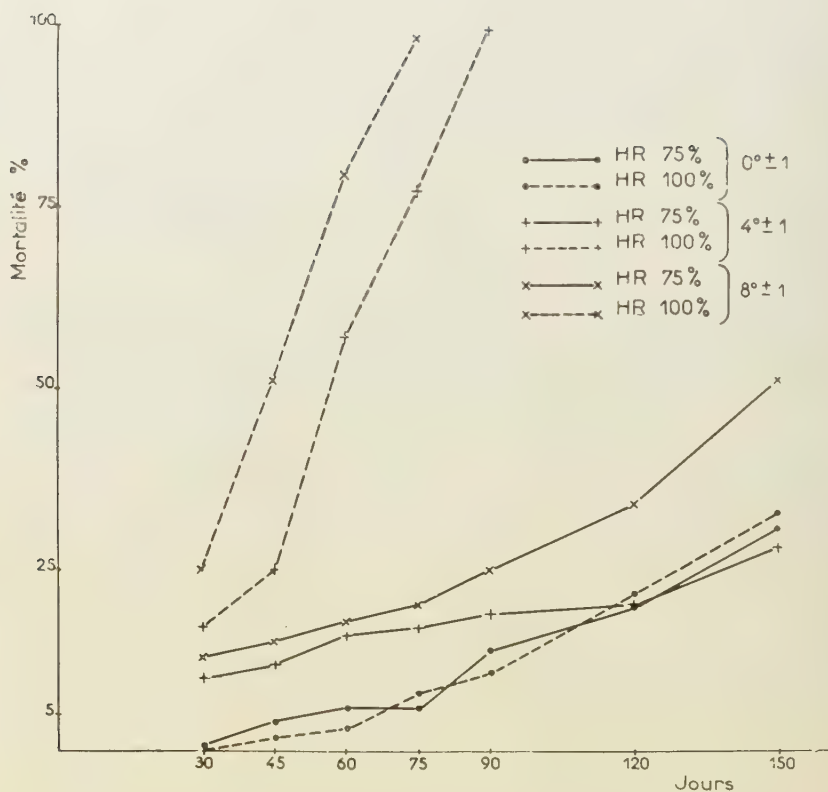


FIG. 9 a. — Action combinée des températures basses et de l'humidité relative sur la survie des larves de *Ruguloscolytus rugulosus*. Cas des larves n'ayant pas terminé leur développement.

TABLEAU XIV

Survie aux basses températures de larves de *Ruguloscolytus rugulosus*.
1^o Larves jeunes de tous stades.

Température	Hum. rel. %	Mortalité pour cent constatée au bout de						
		30 jours	45 jours	60 jours	75 jours	90 jours	120 jours	150 jours
$0^{\circ} (\pm 1)$	75	1	4	6	6	14	20	31
	100	0	2	3	8	11	22	33
$4^{\circ} (\pm 1)$	75	10	12	16	17	19	20	28
	100	17	25	57	77	99	—	—
$8^{\circ} (\pm 1)$	75	13	15	18	20	25	35	51
	100	51	79	98	—	—	—	—

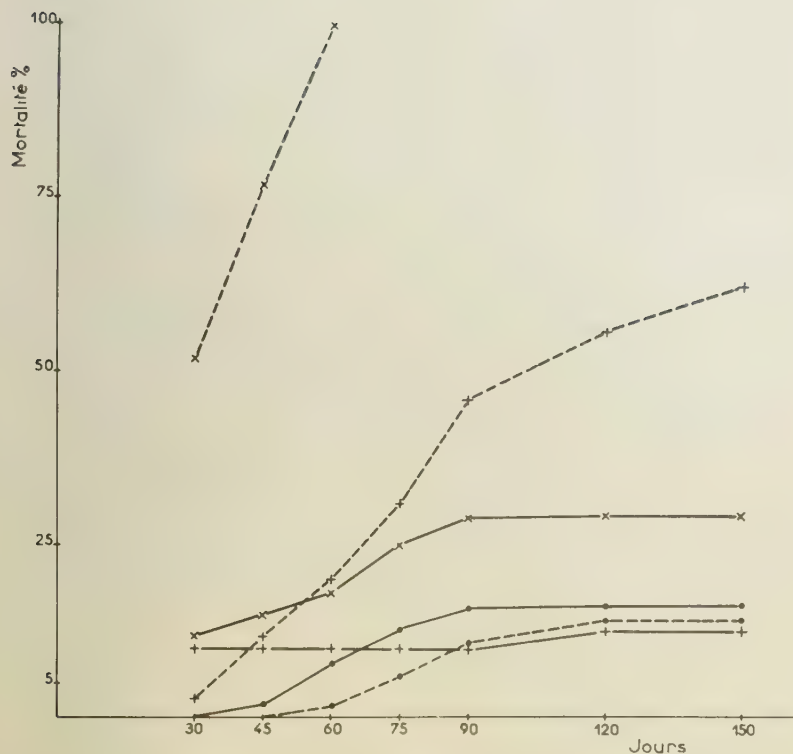


FIG. 9 b. — Action combinée des températures basses et de l'humidité relative sur la survie des larves de *Ruguloscolytus rugulosus*. Cas des larves ayant terminé leur développement et extraites de logettes nymphales.

TABLEAU XIV bis

2° Larves ayant terminé leur croissance
et prélevées dans leurs logettes nymphales.

Température	Hum. rel. %	Mortalité pour cent constatée au bout de						
		30 jours	45 jours	60 jours	75 jours	90 jours	120 jours	150 jours
0° (± 1)	75	0	4	8	13	16	16	16
	100	0	0	2	6	11	14	14
4° (± 1)	75	10	10	10	10	10	12	12
	100	3	12	20	31	46	56	63
8° (± 1)	75	12	15	18	20	24	24	24
	100	52	77	100	—	—	—	—

entre les faits d'observation et les faits expérimentaux sur laquelle nous reviendrons. Il faut noter par exemple que nous n'avons sans doute pas, dans ces expériences, restitué exactement les conditions dans lesquelles se trouvent, dans la nature, les larves dans les logettes : elles y sont vraisemblablement en anaérobiose et les en extraire peut modifier assez sensiblement leurs réactions au milieu ambiant.

De cet ensemble d'expériences, on peut cependant retenir que les températures auxquelles nous avons opéré ne sont pas à proprement parler léthales, et que le principal facteur de mortalité paraît être l'excès d'humidité, combiné à des températures basses, inférieures au zéro de développement.

B. — Étude des facteurs de mortalité physiques dans les conditions naturelles.

Les données acquises expérimentalement ne sont pas immédiatement transposables aux phénomènes observés dans la nature, où les facteurs physiques interfèrent, non seulement entre eux, mais aussi avec d'autres facteurs de mortalité. Or, des phénomènes naturels, nous ne pourrions connaître que le résultat final, exprimé globalement, de l'action de ces divers facteurs, lequel, par confrontation avec le potentiel de fécondité, donnerait, pour la génération considérée, une mesure, elle aussi globale, de la « résistance du milieu ».

En ce qui concerne plus spécialement l'action des facteurs climatiques, l'interprétation des résultats observés dans la nature n'est guère possible que par leur comparaison entre eux et leur mise en parallèle avec les caractères climatiques des diverses périodes auxquels, respectivement, ils se rapportent ; les données expérimentales de laboratoire peuvent alors constituer un utile instrument de travail, pouvant faciliter cette interprétation, et servir à expliquer les phénomènes de régulation.

C'est ce que nous nous sommes efforcé de faire ici. Nous avons étudié séparément la mortalité en période hivernale, considérant que, durant cette phase, les facteurs de mortalité s'exerçaient de façon particulière. Nous verrons d'autre part qu'elle influe considérablement sur l'importance des populations à venir. Le premier paragraphe de ce chapitre est donc consacré, sous le titre « mortalité estivale », à l'étude de l'influence des facteurs climatiques intervenant dans le cours du développement tant de la première que de la deuxième génération.

1^o Mortalité estivale.

Ayant d'une part défini les possibilités de survie de *Ruguloscolytus* à divers stades aux températures élevées, et d'autre part examiné les

conditions climatiques du milieu subcortical, nous sommes amenés à constater que des températures léthales pour l'insecte peuvent se trouver réalisées relativement facilement et fréquemment.

Par ailleurs, les expériences d'élevage en atmosphère constamment saturée d'humidité, ont démontré l'influence nocive de ces excès sur la survie. Or, ainsi qu'on le verra, et moyennant certaines conditions, la saturation hygrométrique dans le milieu paraît elle aussi pouvoir se trouver assez fréquemment réalisée : ce peut être notamment le cas par mauvais temps persistant.

Au cours du développement de l'insecte, il y a donc possibilité d'intervention de deux facteurs de mortalité différents : précisons tout de suite que plusieurs auteurs ont proposé pour la destruction de Scolytides, des méthodes fondées sur des observations de cet ordre, méthodes telles que l'exposition au soleil (CRAIGHEAD 1920 ; PATTERSON 1930), ou l'immersion dans l'eau, des billes de bois.

Ces deux facteurs, température élevée d'une part, très forte humidité de l'autre, sont, dans la nature, en grande partie exclusifs l'un de l'autre, et n'agissent pas simultanément ; ils peuvent, par contre, sur une même génération d'insectes intervenir successivement et alternativement : la mortalité d'une population donnée est donc en fait, toutes choses égales d'ailleurs, la résultante de l'action de ces deux facteurs, l'un ou l'autre pouvant prédominer, selon précisément les dominantes du climat de la période considérée. C'est cette résultante seule qui pourra être connue, mais sa confrontation avec les données climatiques de la période à laquelle elle se rapporte, doit donner d'utiles précisions.

a) MÉTHODE D'ÉTUDE. — C'est le dénombrement des populations qui nous fournira les éléments de notre appréciation. Nous avons donc, plusieurs années de suite, comparé des populations naturelles de *Rugoloscolytus rugulosus*.

Nos échantillons de populations provenaient de deux foyers différents des environs de Lyon : l'un à Chaponost (Cerisiers) l'autre aux Barolles, commune de Saint-Genis-Laval (Abricotiers). L'un et l'autre étaient des vergers à l'abandon total, choisis pour cette raison, l'intervention humaine ne risquant pas d'y altérer les résultats. Les prélèvements étaient effectués chaque année, entre le 5 et le 10 octobre, c'est-à-dire en fin de saison, mais avant le début de l'hivernage, afin d'éliminer de cette partie du travail le facteur « mortalité hivernale », étudié plus loin. On a d'autre part ainsi la quasi-certitude que tous les insectes sont parvenus au maximum possible de leur développement, et en particulier que tous les individus de première génération, susceptibles de parvenir au stade imaginal ont bien pris leur essor. On remédie de la sorte à certaines erreurs ou difficultés d'interprétation dues à l'échelonnement des développements individuels, que fourniraient des prélèvements plus

précoces. Nous prenions d'autre part la précaution de travailler chaque année sur des groupes d'échantillons aussi homogènes que possible en ce qui concernait la date de leur infestation, ceux ayant été l'objet d'attaques trop tardives ne survenant pas lors du « gros » de chaque vol n'étaient pas prélevés. Ces dernières précisions étaient acquises par des observations faites en cours de saison, précisément dans ce but.

Il convient d'autre part de ne pas tenir compte des résultats fournis par des populations qui s'avèreraient infestées d'Acariens, notamment de *Pediculoïdes*, ou par celles dont la densité de peuplement serait trop forte (cf. plus loin). Ces certitudes ne peuvent être acquises que dans la dernière phase du dénombrement : en fait nous avons eu une fois à rejeter un groupe d'échantillons pour la première de ces raisons, et nous n'avons pratiquement pas eu à le faire, pour la seconde.

Un facteur de mortalité reste cependant impossible à éliminer des dénombrements et empêche d'obtenir d'emblée la mortalité climatique « à l'état pur » : il s'agit du parasitisme par Hyménoptères. Le fait de laisser les populations dans leurs conditions naturelles jusqu'à l'arrière-saison concourt à l'accroissement de leur population (cf. plus loin) ce qui est un inconvénient, mais peut aussi présenter l'avantage de nous fournir précisément des renseignements sur ce groupe d'ennemis naturels. Ils sont généralement moins abondants dans les bois qui excèdent certains diamètres, et l'idéal eût été de faire porter les dénombrements uniquement sur des échantillons de cette sorte. Dans les conditions où nous nous sommes trouvé, ceux-ci étaient malheureusement en nombre insuffisant, et nous avons alors, afin de pouvoir maintenir valablement la comparaison, fait au contraire porter nos comptages uniquement sur des bois hébergeant des populations susceptibles d'être facilement attaquées par les Hyménoptères, échantillons n'excédant pas 3,5 à 4 cm de diamètre.

Les principes de dénombrement diffèrent selon qu'il s'agit de populations de première ou de deuxième génération (cette dernière rappelons-le n'ayant pas encore atteint le stade imaginal). L'essentiel des observations porte d'ailleurs sur la première.

Pour celle-ci, les bois ayant été rapportés au laboratoire, on procède de la manière suivante : on compte en premier lieu les orifices de sortie d'insectes, Scolytes d'une part, Hyménoptères de l'autre ; les deux catégories sont aisément discriminables grâce à la différence de calibre des orifices (en cas de doute, d'ailleurs rare on trouvera, en creusant un peu plus profondément à l'emplacement du trou, une logette nymphale, s'il s'agit d'un Scolyte, une galerie larvaire brusquement interrompue, sans logette nymphale, s'il s'agit d'un parasite). En ôtant au scalpel une pellicule d'écorce autour de chaque orifice à mesure du dénombrement, on évitera les erreurs par omission ou redoublement.

Les bois sont ensuite décortiqués avec soin, opération aisée pour ces échantillons, dont l'écorce se décolle alors facilement ; on recueille les larves de Scolyte d'une part, celles d'Hyménoptères d'autre part, qui se trouvent encore présentes dans le milieu. Les larves de Scolytes sont disséquées ; celles qui hébergent une larve endoparasite de *Entedon leucogramma* (cf. plus loin) sont comptées pour larves d'Hyménoptères. Cette dissection fournit de plus des données complémentaires sur le parasitisme par Nématodes. C'est lors de cette phase que sont aussi éliminés les échantillons pouvant être considérés comme surpeuplés, et ceux où la présence d'Acariens est décelée. On dénombre ensuite les galeries de ponte des femelles-mères, dont l'empreinte reste toujours parfaitement visible sur l'aubier ; elles sont marquées au crayon à mesure qu'elles sont comptées, afin d'éviter les erreurs ; le chiffre obtenu de chaque échantillon représente le nombre de femelles qui y ont pondu, c'est-à-dire aussi le nombre de « familles » qu'il a hébergé.

On possède dès lors la plupart des éléments nécessaires à l'appréciation de divers facteurs de mortalité ; en effet, le rapport :

$$\frac{\text{Nombre d'orifices de sortie de Scolytes} + \text{nombre de larves de Scolyte}}{\text{Nombre de galeries maternelles}}$$

donne le taux de multiplication moyen de *Ruguloscolytus rugulosus* pour l'échantillon considéré ; et le rapport :

$$\frac{\text{Nombre d'orifices de sortie d'Hyménoptères} + \text{Nombre de larves d'Hyménoptères}}{\text{Nombre de galeries maternelles}}$$

fournit le taux moyen apparent de parasitisme par famille, sur ce même échantillon, c'est-à-dire le nombre moyen de Scolytes par famille détruits par les Hyménoptères. En effet, sauf très rares exceptions concernant notamment *Entedon leucogramma*, endoparasite, et dont on trouve quelquefois deux larves dans une même larve hôte, on peut considérer que chaque individu Hyménoptère dénombré (imago ou larve) est responsable de la destruction d'une larve de Scolyte et une seule.

Par différence avec le potentiel de fécondité moyen, les taux de multiplication obtenus donnent une valeur au moins relative de la « résistance du milieu » aux pullulations de l'insecte, pour la période considérée. Les autres facteurs de mortalité ayant été par ailleurs éliminés des dénombrements, on obtiendra par simple soustraction du taux moyen de parasitisme par Hyménoptères, une valeur qui peut être tenue pour une mesure de la mortalité due aux facteurs climatiques. Les diverses valeurs obtenues pour les années successives seront jugées comparative-ment, en parallèle avec les conditions climatiques respectives des époques auxquelles elles se rapportent.

La deuxième génération de *Ruguloscolytus rugulosus* n'est pas encore parvenue au stade imaginal à l'époque des prélèvements, à l'entrée de

l'hiver, et l'on est obligé de procéder différemment. On peut, soit dénombrer directement les larves, soit faire éclore au laboratoire, les échantillons recueillis. Les deux méthodes ont leurs inconvénients et ni l'une ni l'autre ne sont très précises. La première exige la décortication des bois ; or, cette opération est très délicate car ces bois, encore relativement frais et moins dégradés que ceux attaqués par la première génération, conservent une écorce encore très adhérente : on court donc le risque de voir échapper au dénombrement, beaucoup de larves, surtout de celles de petite taille. Aussi avons nous préféré la seconde méthode, malgré son inconvénient de soumettre les insectes à des conditions artificielles. Les résultats, même jugés comparativement entre eux seulement peuvent rester sujets à caution ; aussi bien sont-ils bouleversés dans la nature, par l'intervention de la mortalité hivernale, et ne peuvent-ils avoir qu'une valeur indicative sur le sens de l'action de tel ou tel facteur. On peut d'ailleurs considérer que le même facteur exerce son action sur la mortalité en cours de développement dans un même sens, qu'il s'agisse de la première ou de la seconde génération.

b) RÉSULTATS OBSERVÉS. DISCUSSION. — Les résultats des dénombrements de populations de première génération figurent au tableau XV. Ils se rapportent à nos deux foyers de Chaponost et des Barolles, à raison, pour chacun d'eux d'échantillons à peu près équivalents chaque année, prélevé sur 3 ou 4 arbres différents. Nous avons par ailleurs représenté graphiquement (fig. 10), les proportions d'insectes morts (par Hyménoptères et par facteurs climatiques) et les proportions de survivants, par rapport au potentiel de fécondité. Au tableau XVI, nous avons donné les résultats des éclosions en laboratoire de populations de deuxième génération prélevées avant l'hiver à Chaponost seulement.

Ces divers résultats sont à confronter avec les données climatiques que nous fournissons par ailleurs (cf. Annexes) à savoir :

— Les températures moyennes, l'humidité relative moyenne, et le total des précipitations, calculés par décades pour les périodes de mai à septembre des quatre années intéressées.

— Les climatogrammes mensuels pour les mêmes périodes. Nous avons retenu 5 éléments pour la construction de ces climatogrammes : la température moyenne, l'humidité relative moyenne, le total des précipitations, le nombre de jours de pluie (au moins 0,1 mm) et l'insolation totale. Le polygone construit sur ces données l'est de façon à être d'autant plus aplati et étalé en largeur que le temps a été beau, un polygone au contraire développé en hauteur et de base étroite indiquant un temps humide et frais.

Reportons-nous au tableau XV (première génération). On remarque en premier lieu une similitude des résultats fournis par les divers échantillons d'un même foyer la même année ; ces résultats sont d'autre part de

même ordre chaque année dans les deux foyers. Ces caractères sont de nature à les faire considérer comme reflétant bien les phénomènes intervenus.

En 1951, année caractérisée par un été très pluvieux, frais, et une forte humidité, on note une très importante mortalité ; il en est de même en 1954 dont les caractéristiques climatiques furent à peu près semblables.

Au contraire, en 1952, année caractérisée par une forte sécheresse durant la plus grande partie de l'été, et par une température élevée, le taux de survie global tenant compte des larves encore survivantes en fin de saison, est de l'ordre de 18 à 20 par famille contre seulement 5 l'année précédente.

L'année 1953 présente du point de vue climatique, des caractères intermédiaires : le mois de mai y fut nettement plus chaud et plus sec que normalement ; mais à partir de juin, survient un important rafraîchissement de température, accompagné de précipitations abondantes et bien réparties ; août et septembre ont été relativement beaux. La survie du Scolyte s'est trouvée légèrement favorisée par rapport à 1951 et 1954, et les taux de multiplication notés sont déjà sensiblement plus élevés, tout en restant bien inférieurs à ce qu'ils avaient été en 1952.

Constatons parallèlement, comme l'indiquent les exemples fournis au tableau XVII que d'après les relevés des taux d'humidité du bois, une humidité relative voisine de la saturation semble avoir régné dans le milieu subcortical pendant presque tout l'été 1951, tandis qu'en 1952, la teneur en eau du bois se maintenait assez longtemps au niveau du minimum.

Les très fortes mortalités semblent donc bien correspondre aux années fraîches à fortes précipitations et humidité élevée. Remarquons pourtant qu'en 1952, année chaude et sèche, la mortalité rapportée au potentiel de fécondité, reste très élevée ; ceci peut être attribué à l'intervention de fortes chaleurs dans le milieu subcortical.

En fait, d'après les observations que nous avons pu faire sur nos échantillons après décortication, il semblerait que la plus forte part de mortalité durant les années humides intervienne sur les larves très jeunes et jeunes, voire peut-être même sur les œufs : en effet, les galeries maternelles sont en général de longueur normale, indiquant que la ponte a été également normale. Mais, en 1951 comme en 1954, et à un moindre degré en 1953, on observait un grand nombre de galeries larvaires extrêmement courtes, rapidement interrompues, conséquence visible de la mort de la larve, dont on pouvait d'ailleurs souvent retrouver le cadavre, plus ou moins momifié ou décomposé. En 1952 au contraire, on n'observait que peu de mortalité dans les stades jeunes, et les galeries larvaires, dont les amorces se branchaient de part et d'autre de la galerie maternelle, en général régulièrement et sans solution de continuité, atteignaient

TABLEAU XV

Résultats de comptages de populations de Ruguloscolytus rugulosus de première génération. (Examens effectués début octobre.)

Nombre de familles	Scolytes					Hyménoptères parasites				
	Nombre		Moyenne par famille			Nombre		Moyenne par famille		
	Imagos sortis	Larves	Globale	Imagos	Larves	Imagos sortis	Larves	Globale	Imagos	Larves
A. Cerisier Chaponost										
<i>Année 1951:</i>										
48.....	70	180	5,2	1,5	3,7	332	377	16,8	7,0	9,8
50.....	84	201	5,7	1,7	4,0	394	104	9,9	7,8	2,1
31.....	65	121	6,0	2,1	3,9	161	35	6,3	5,2	1,1
129.....	219	502	6,7	1,7	3,9	887	516	10,9	6,9	4,0
<i>Année 1952:</i>										
22.....	372	54	19,3	16,9	2,4	71	0	3,2	3,2	—
36.....	651	27	18,8	18,1	0,7	165	9	4,8	4,6	0,2
45.....	749	92	18,6	16,6	2,0	304	37	7,5	6,7	0,8
32.....	364	315	21,2	11,3	10,9	63	57	3,7	2,0	1,7
135.....	2 136	488	19,4	15,8	3,6	603	103	5,2	4,5	0,8
<i>Année 1953:</i>										
41.....	226	30	6,2	5,5	0,7	189	105	7,1	4,6	2,5
46.....	316	82	8,6	6,8	1,8	272	98	8,0	5,9	2,1
48.....	158	261	9,1	3,2	5,9	147	219	7,6	3,0	4,6
135.....	700	373	7,9	5,2	2,8	608	422	7,6	4,5	3,1
<i>Année 1954:</i>										
50.....	192	143	6,7	3,8	2,9	119	62	3,6	2,4	1,2
55.....	172	111	5,1	3,1	2,0	179	19	3,6	3,2	0,4
48.....	125	69	5,3	3,6	2,7	91	30	3,3	2,5	0,8
153.....	489	223	4,7	3,2	1,6	389	111	3,3	2,5	0,7
B. Abricotier Les Barrolles										
<i>Année 1951:</i>										
20.....	27	60	4,3	1,3	3,0	108	102	10,5	5,4	5,1
27.....	62	78	5,2	2,3	2,9	114	91	7,9	4,2	3,7
28.....	20	97	5,3	0,9	4,4	120	134	11,0	5,5	6,1
75.....	109	235	4,6	1,6	3,1	342	327	8,9	4,6	4,4
<i>Année 1952:</i>										
74.....	781	397	15,9	10,6	5,3	313	98	5,5	4,2	1,3
32.....	458	62	16,2	14,3	1,9	95	7	3,2	3,0	0,2
42.....	680	48	17,3	16,2	1,1	219	61	6,6	5,2	1,4
148.....	1 919	507	16,4	13,0	3,4	627	166	5,4	4,2	1,1
<i>Année 1953:</i>										
45.....	266	45	6,9	5,8	1,0	177	12	4,4	4,2	0,2
32.....	152	12	5,1	4,7	0,4	286	70	11,3	11,1	0,2
50.....	198	8	4,1	4,0	0,1	333	37	7,2	6,7	0,5
47.....	360	5	7,7	7,6	0,1	216	7	4,9	4,8	0,1
174.....	976	70	6,0	5,6	0,4	1 012	126	6,5	5,8	0,7
<i>Année 1954:</i>										
54.....	210	113	6,0	3,9	2,1	115	36	2,8	2,1	0,7
44.....	167	121	7,0	3,8	3,2	84	59	3,2	1,9	1,3
41.....	104	99	4,9	2,5	2,4	93	62	3,7	2,2	1,5
139.....	481	333	5,9	3,5	2,4	292	157	3,2	2,1	1,1

CHAPONOST

LES BARROLLES

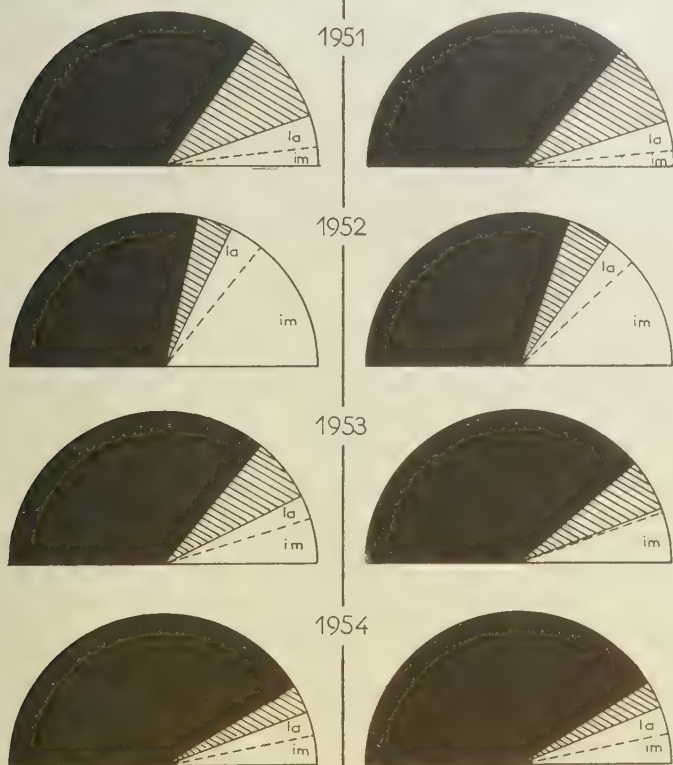


FIG. 10. — Dénombrements de populations naturelles de première génération de *Ruguloscolytus rugulosus*. Les résultats sont rapportés au potentiel de fécondité moyen représenté ici par un demi-cercle. Les relevés ont été effectués en fin de saison (début octobre) en deux foyers différents. En blanc : Proportion de survivants : *la*, à l'état larvaire ; *im* à l'état imaginal (imagos ayant pris leur essor). En hachures : Mortalité attribuable à l'action des Hyménoptères parasites. En noir : Mortalité attribuable aux facteurs climatiques.

pour la plupart un grand développement. Les conditions de chaleur susceptibles de nuire aux larves n'apparaissent en effet qu'assez tard, au début de l'été, époque à laquelle les œufs sont en majeure partie éclos. De plus, le forage des galeries de ponte par les femelles-mères a précisément lieu dans les secteurs des bois les plus abrités du rayonnement solaire direct, c'est-à-dire, pour les organes dirigés verticalement, au secteur Nord-Est, et pour les organes horizontaux ou obliques, dans le secteur inférieur. Les pontes et les jeunes larves sont donc soustraites dans une large mesure à l'action éventuelle de la chaleur, et c'est ultérieurement, lorsque leur cheminement a amené les larves dans des secteurs plus exposés, et que d'autre part, la saison s'avancant, les maxima s'élèvent, que les insectes peuvent rencontrer des températures léthales.

Quoi qu'il en soit cependant, les chiffres obtenus indiquent que la mortalité en année chaude et sèche reste bien inférieure à ce qu'elle peut être en année humide. Les périodes chaudes et sèches favoriseraient donc la multiplication de l'insecte.

Les différences entre les résultats obtenus sur la deuxième génération sont en général beaucoup moins nettes. Nous en avons vu les raisons plus haut. Les « taux de multiplication » obtenus par éclosion en 1951, 1952, et 1953, diffèrent peu les uns des autres. Mais les différences climatiques pour la période août-septembre correspondant au développement de cette génération, sont elles-mêmes, pour ces trois années, assez peu tranchées. D'autre part, le parasitisme par Hyménoptères, plus important, risque de gêner davantage l'interprétation ; c'est pourquoi nous n'avons rendu compte au tableau XVI que des résultats obtenus de certains échantillons, à taux de parasitisme relativement faible. Toutefois, les taux obtenus en 1952 et 1953, montrent peut-être un certain avantage par rapport à ceux de 1951, ce qui serait en corrélation avec un mois d'août 1951 extrêmement humide. Mais surtout, 1954, offre, par rapport aux autres années, un taux nettement plus faible, paraissant correspondre à une pluviosité très abondante en août, accompagnée d'une température exceptionnellement basse, et d'une faible insolation, conditions qui se prolongèrent durant septembre, avec, par ailleurs une assez bonne répartition des précipitations. Là aussi, et malgré les imperfections de la méthode, il semble pouvoir être conclu que les fortes humidités provoquent une plus forte mortalité d'insectes.

A comparer les résultats obtenus pour la première génération, en 1951, puis en 1952, on pourrait penser que la moitié environ des différences relevées dans le taux de multiplication, pourrait être imputable au parasitisme par Hyménoptères : ce dernier est en effet nettement plus élevé en 1951, et le taux de parasitisme relevé en 1953 pourrait encore corroborer cette hypothèse. Cependant, on note déjà, pour certains des échantillons relatifs à ces années, un manque de parallélisme entre les

TABLEAU XVI

*Taux de multiplication de populations de deuxième génération
de Ruguloscolytus rugulosus.*

(Obtenus par mise à l'échosion à 25° d'échantillons relevés avant l'hivernage. Cerisier CHAPONOST)

Année	Nombre de familles	Nombre de Scolytes	Nombre d'Hymé- noptères	Taux de multiplication des Scolytes	Taux de parasitisme
1951	15	349	77	23,3	5,0
	31	495	231	15,8	7,4
	13	191	79	14,7	6,0
	59	1 035	397	moy. 17,7	moy. 6,5
1952	14	410	38	25,0	2,2
	22	495	42	22,5	2,0
	13	291	28	22,4	2,0
	20	349	65	17,4	3,2
	11	214	67	19,4	6,0
	80	1 759	240	moy. 21,8	moy. 3,0
1953	26	684	120	26,3	4,6
	15	337	48	22,3	3,2
	20	437	153	21,3	7,6
	23	352	167	19,6	7,3
	84	1 810	488	moy. 21,5	moy. 5,8
1954	27	412	57	15,2	2,1
	14	285	24	13,3	1,7
	18	315	69	12,0	3,7
	22	240	68	10,9	3,1
	11	109	73	7,8	5,2
	95	1 162	291	moy. 12,2	moy. 3,0

TABLEAU XVII

*Teneur en eau de bois parasités par Ruguloscolytus rugulosus
au cours de l'été. Années 1951 et 1952 sur Cerisier CHAPONOST.*

Dates de prélèvement	1951		1952	
	Teneur en eau p. 100 du poids sec	Humidité relative correspondante de l'air subcortical	Teneur en eau p. 100 du poids sec	Humidité relative correspondante de l'air subcortical
20 mai	40	100	57	90
31 mai	37	100	20	90
10 juin	24	90	14	75
20 juin	35	100	17	80
30 juin	18	85	15	75
10 juillet	14	75	15	75
20 juillet	22	90	14	75
31 juillet	17	80	14	75
10 août	35	100	15	75
20 août	35	100	16	75
30 août	23	90	16	75
10 septembre	18	80	18	80
20 septembre	23	90	35	100
30 septembre	34	100	25	95

taux de multiplication de Scolytes obtenus, et les taux de parasitisme observés : les taux de multiplication restent à peu près semblables pour un même groupe d'échantillons, en dépit de fortes variations du parasitisme par Hyménoptères (cf. en particulier Chaponost 1951, échantillons 1 et 2 ; les Barolles 1953, échantillons 2 et 3, etc... au tableau XV). De plus, en 1954, où les conditions climatiques ont été sensiblement comparables à celles de 1951, on note bien des taux de multiplication de Scolyte sensiblement équivalents, alors que les taux de parasitisme sont très nettement différents.

Il semblerait donc que le taux de mortalité parasitaire évolue indépendamment, selon des conditions propres, et qu'il n'intervienne pas pour modifier, dans un sens ou dans l'autre, notre détermination du taux de mortalité climatique. Nous reviendrons plus loin sur cette question des parasites Hyménoptères, mais il importait de faire, dès maintenant, cette remarque, laquelle semble bien confirmer la validité de la méthode employée pour obtenir une mesure de la mortalité attribuable aux facteurs climatiques. Ajoutons cependant que nous ne négligeons pas la possibilité que des larves de Scolytes puissent être détruites par des Hyménoptères n'atteignant pas, ultérieurement, pour une raison ou une autre, leur complet développement ; cette part de leur activité est alors mise au compte des facteurs climatiques, mais elle est incontrôlable.

2° Mortalité hivernale.

À l'entrée de la période hivernale, les populations de *Ruguloscolytus rugulosus* sont composées d'individus de tous les stades, en conséquence directe de l'échelonnement considérable des développements, dont les causes ont été analysées plus haut.

On a en effet en présence :

- appartenant à la première génération :
- des larves d'âges divers, en général assez avancées, dont une proportion variable de larves de dernier stade, en logettes nymphales.
- quelques nymphes, mais rares et peu nombreuses,
- des imagos, qui se sont déjà portés sur de nouveaux hôtes. La ponte des femelles peut être plus ou moins avancée ;
- appartenant à la deuxième génération :
- des œufs,
- des larves de tous âges, dont une certaine proportion de larves en diapause dans leur logette nymphale.

PICARD nous dit : « L'insecte passe l'hiver sous les trois formes de larves, de nymphes et d'adultes » sans cependant nous éclairer davantage sur les conditions dans lesquelles s'effectue cet hivernage. Sans donner plus de précisions, d'autres auteurs (PAILLOT, GOIDANICH) indiquent que l'hivernage a lieu à tous les stades larvaires.

Nous insisterons sur le fait que nous avons toujours constaté l'absence totale de nymphes ou d'imagos de deuxième génération à l'entrée de l'hiver. Nous n'avons jamais trouvé qu'une proportion extrêmement minime de nymphes issues de la première génération et seulement en 1951 et 1954 années à étés frais, dans quelques échantillons de bois. Cette proportion de nymphes est d'à peine 2 à 3 p. 100 des insectes alors survivants, c'est-à-dire en moyenne 1 à 1,5 nymphes par famille d'insectes. Il semble qu'il ne s'agisse que de quelques individus qui, ayant échappé à la diapause, ont vu leur nymphose freinée par des conditions climatiques défavorables. Elles ne survivent d'ailleurs pas à l'hiver.

La présence de nymphes au début de l'hiver, signalée par PICARD pour la région de Montpellier, peut être due aux différences climatiques de cette région par rapport à celle de Lyon. Pour autant qu'elles appartiennent bien à la deuxième génération (ce que PICARD ne dit pas explicitement) leur existence indiquerait que, dans le Languedoc méditerranéen, une partie des larves de cette deuxième génération échapperait à la diapause. Dans une certaine mesure, ce serait une confirmation de l'intervention des facteurs climatiques dans le déclenchement de celle-ci.

Quoi qu'il en soit, la période hivernale constitue pour *Ruguloscolytus rugulosus* une phase critique, au cours de laquelle doivent intervenir certains facteurs de mortalité. Il paraît normal d'estimer *a priori* que cette mortalité n'est pas la même pour tous les stades en présence au début de l'hiver. Il était également intéressant de chercher à apprécier l'importance de cette mortalité, ainsi que d'en rechercher les raisons.

a) MISE EN ÉVIDENCE DE LA MORTALITÉ HIVERNALE. — Cette étude s'applique aux seules populations de deuxième génération. Il était nécessaire en effet qu'elle portât seulement sur des insectes dont le développement n'avait pas entraîné en longueur comme c'est le cas des larves survivantes de première génération à l'entrée de l'hiver. D'autre part, ces larves, bien que parfois assez abondantes en valeur absolue, ne représentent au mieux que 2 à 3 individus par famille, en moyenne ; taux trop faible pour permettre des expériences précises. Enfin, nous avons pu effectivement constater que la proportion d'insectes de première génération arrivant à hiverner complètement, est très faible et qu'elle peut être négligée : un échantillon provenant de Chaponost et de même origine que ceux du tableau XV, où nous avons relevé à l'entrée de l'hiver environ 4 larves survivantes par famille, fut mis en hivernage dans la nature, en octobre 1951 ; au printemps suivant, nous l'avons obtenu en tout et pour tout que la sortie de 5 imagos, pour 57 familles. Renouvelée en 1953, avec des échantillons de même origine, cette expérience donna des résultats comparables.

Pour mettre en évidence la mortalité hivernale, on prélevait à l'entrée de l'hiver, en divers foyers, un certain nombre d'échantillons de bois

attaqués par la deuxième génération. Pour chacune des stations, il est constitué deux lots, autant que possible équivalents. L'un est placé aussitôt dans les conditions « standard » à 25° ; le second subit l'hivernage dans les conditions naturelles jusqu'à début mars, date à laquelle il est à son tour placé à 25°. Les éclosions, tant de Scolytes que d'Hyménoptères sont quotidiennement notées, à mesure qu'elles ont lieu. Le total en est fait en fin d'expérience pour chaque lot séparément. Les échantillons sont alors décortiqués, et les galeries maternelles dénombrées. On obtient ainsi pour chaque échantillon, le taux de multiplication, par simple division. Les résultats sont jugés comparativement entre les lots ayant hiverné et les autres.

Au tableau XVIII, sont fournis les taux de multiplication ainsi obtenus pour des échantillons de provenance diverse, ayant, les uns été soumis à l'hivernage, les autres non. Là encore, il était impossible de ne pas tenir compte des Hyménoptères parasites, et le tableau donne sur eux tous les résultats acquis.

L'examen des chiffres obtenus nous amène à constater une réduction générale du taux de multiplication dans les échantillons ayant subi l'hivernage. Parallèlement, le nombre moyen de parasites Hyménoptères par famille diminue également, ce qui indiquerait aussi une mortalité hivernale chez ces insectes. On pourrait conclure sur le vu de ces résultats que les taux de multiplication du Scolyte, subissent, du fait de l'hibernation, et à taux de parasitisme apparent équivalent, une diminution de un à deux tiers environ (50 p. 100 en moyenne). Mais on se trouve dans l'incertitude complète quant au taux de mortalité hivernale des Hyménoptères, qu'il ne nous est pas possible de déterminer. Les conclusions concernant les Scolytes peuvent donc se trouver faussées. Si, pour une raison quelconque, la mortalité hivernale des parasites a été importante, dans un lot de Scolytes au départ fortement parasité, on court le risque d'attribuer en fin d'hiver, aux conditions d'hibernation proprement dites, une part de mortalité imputable en fait aux Hyménoptères ; ceux-ci, dans les conditions où l'on opère, passeraient inaperçus, car, après avoir en fait, tué leur hôte, ils ne seraient pas parvenus, du fait précisément de l'hiver, à parfaire leur développement.

Il nous reste alors la ressource d'examiner des échantillons où le taux de parasitisme est, sinon nul, du moins à peu près négligeable, c'est-à-dire des bois de fort diamètre, assez rares d'ailleurs dans les conditions où nous nous sommes trouvés. Quelques résultats de cet ordre figurent cependant au tableau XVIII (n° 1 et 2, 3 et 4, 17 et 18, 19 et 20). Ils mettent bien en évidence la mortalité hivernale, car, en l'absence à peu près complète d'Hyménoptères parasites, les taux de multiplication dans les échantillons ayant hiverné sont sensiblement moitié moindres que dans ceux non soumis à l'hivernage.

TABLEAU XVIII

Mise en évidence de la mortalité hivernale chez *Ruguloscolytus rugulosus* :
Taux de multiplication obtenus d'échantillons de bois parasités placés à 25°.

(Les échantillons portant un n° impair avant l'hiver)
(Les n° pairs après hibernation dans les conditions de la nature).

No	Nombre de familles	Insectes obtenus		Parasitisme apparent p. 100	Taux de parasitisme = nombre d'Hyménoptères par famille	Taux de multiplication du Scolyte
		Scolytes	Hyménopt.			
A. — Prunier: Saint-Genis. Hiver 1950-51						
1	136	1 410	66	4,8	0,5	10,3
2	120	607	21	3,3	0,1	5,0
B. — Abricotier: Les Barrolles. Hiver 1950-51						
3	26	520	11	2,0	0,4	20,0
4	23	227	15	6,3	0,6	10,0
C. — Cerisier: Chaponost. Hiver 1951-52						
5	15	349	77	18,1	5,0	23,3
7	31	496	231	31,7	7,4	15,8
9	13	191	79	29,2	6,0	14,7
11	23	270	313	53,7	13,6	11,7
13	26	161	378	70,0	14,5	6,2
6	52	421	116	21,5	2,2	8,1
8	41	317	251	43,0	6,1	7,6
10	21	131	107	50,0	8,0	6,2
12	24	132	208	61,0	8,7	5,5
14	18	61	131	68,2	7,3	5,3
16	36	107	91	46,0	2,5	3,0
D. — Cerisier: Chaponost. Hiver 1952-53						
17	14	410	38	8,6	2,2	25,0
19	22	495	42	7,8	2,0	22,5
21	13	291	28	8,7	2,0	22,4
23	20	349	65	15,4	3,2	17,4
25	11	214	67	23,8	6,0	19,4
18	14	176	9	4,8	2,2	12,5
20	27	273	15	5,3	0,5	10,0
22	11	107	46	29,8	4,2	9,7
24	18	153	29	15,9	1,6	8,4
26	13	95	26	20,7	2,0	7,3
E. — Cerisier: Chaponost. Hiver 1953-54						
27	26	684	120	14,9	4,6	26,3
29	15	337	48	12,4	3,2	22,3
31	20	437	153	25,9	7,6	21,3
33	23	352	107	32,1	7,3	19,6
28	23	284	85	23,0	3,7	12,3
30	19	210	55	20,8	2,9	11,0
32	23	228	99	30,2	4,3	10,0
34	20	178	83	31,8	4,1	8,9

b) IMPORTANCE DE LA MORTALITÉ HIVERNALE SELON LES STADES. —
Diverses observations nous indiquent que la mortalité hivernale ne s'exerce pas dans les mêmes proportions sur tous les stades en présence au début de l'hiver.

Oeufs. — Nous avons vu que les œufs de *Ruguloscolytus rugulosus* ne survivaient pas très longtemps aux températures basses, ils semblent de ce fait ne pas pouvoir supporter l'hivernage. L'observation directe confirme ces indications : en effet, les échantillons sortant d'hiverner et mis à l'étuve à 25° voient tous leurs insectes éclore dans un délai de 15 jours à 3 semaines au plus, donc un temps nettement inférieur à celui requis, à cette température pour assurer le développement complet de l'insecte, de l'œuf à l'imago, ce qui prouve l'absence d'œufs vivants après l'hiver.

Quelques expériences confirment l'observation : on met en élevage au début d'octobre, à 25°, environ 200 insectes (soit environ 100 femelles). Cet élevage n'est ainsi maintenu qu'une huitaine de jours, délai permettant aux femelles de pondre chacune quelques œufs, mais insuffisant pour assurer l'éclosion de ceux-ci. Après quoi, les branches sont placées à l'extérieur, à hiverner. Elles sont remises à 25° au début de mars suivant. Trois répétitions de cette expérience ont été faites successivement en 1950, 51 et 52, portant chacune sur une quantité d'œufs que l'on peut estimer être de 4 à 500 unités. Après hivernage, les bois furent maintenus à 25° pendant une durée de trois mois, bien supérieur au délai nécessaire à assurer le développement complet de l'insecte ; aucune éclosion n'a été observée, ce qui démontre bien qu'aucun des œufs n'avait survécu. Le décortiquage des bois permet quelquefois de retrouver quelques débris d'œufs, mais jamais aucun que l'on puisse considérer comme vivant.

Imagos. — L'étude en laboratoire de leurs conditions de survie aux températures basses semble indiquer également qu'ils ne sont sans doute pas en mesure de survivre à l'hibernation dans les conditions naturelles.

Là encore on obtient confirmation par l'observation directe : si les imagos encore en vie à l'entrée de l'hiver, étaient capable d'y survivre, on devrait pouvoir observer la reprise de leur activité, dès que les conditions de température au printemps le permettent ; donc, à une date évidemment variable, mais certainement assez précoce, et antérieure à l'éclosion des I. P. P. laquelle se produit, assez régulièrement, à partir de début mai dans la région lyonnaise. Or, aucune activité d'imagos ne se manifeste avant ces éclosions. De plus, il est fréquent, il est même normal, au cours de l'hiver, ou au printemps, de retrouver, mortes, des femelles à l'entrée des galeries qu'elles ont forées, alors même que ces galeries sont manifestement inachevées, montrant par là que ces femelles sont des insectes tardivement sortis à la fin de l'été précédent et auxquels la venue de l'hiver n'a pas laissé la possibilité de terminer leur ponte. C'est également un fait que nous avons régulièrement constaté chez les femelles soumises aux expériences rapportées ci-dessus à propos de la survie des œufs à l'hibernation.

Larves. — Au printemps, après hibernation dans la nature, les bran-

ches parasitées par le Scolyte ne recèlent que peu, ou pas du tout de larves vivantes, en dehors de celles qui se trouvent dans les logettes nymphales. Ces dernières constituent en effet la très grande majorité (95 à 98 p. 100 et plus) des survivants alors en présence (voir tableau XIX).

TABLEAU XIX

Composition des populations de Ruguloscolytus rugulosus à la fin de l'hiver.

Origine de l'échantillon	Date d'examen	Nombre de larves vivantes		P. 100 larves de dernier stade
		en logettes	autres	
Les Barrolles - Abricotier	22-2-51	194	4	96,8
	—	236	10	
Chaponost - Cerisier.....	5-3-51	178	2	99,2
	—	99	0	
Saint-Genis - Prunier	25-5-52	248	11	95,5
	—	113	6	
Les Barrolles - Abricotier	4-3-52	78	3	95,4
	—	206	12	
	—	221	9	
Chaponost - Cerisier.....	6-3-52	152	7	97,0
	—	115	1	
Saint-Genis - Cerisier	19-2-53	167	7	95,3
	—	269	14	
	20-2-53	102	5	
Les Barrolles - Abricotier	26-2-53	148	0	99,4
	—	84	0	
	—	118	2	

Nous avons vu par ailleurs, qu'en laboratoire, l'hygrométrie saturante provoquait une mortalité très élevée et rapide des larves. Le fait demeure, bien que, dans ces conditions expérimentales, nous n'ayions observé à cet égard que peu de différences entre les larves ayant terminé leur développement et prélevées dans les logettes, et les larves plus jeunes, et qu'il y ait, en ce qui concerne les premières, contradiction entre les faits expérimentaux et les faits d'observation : cette dernière tend en effet à démontrer que les larves en logettes résistent aux conditions défavorables d'humidité saturante réalisées pendant l'hiver, alors que les autres y restent sensibles. Nous avons d'ailleurs plus haut, tenté de fournir une explication à cette contradiction.

La saturation hygrométrique se trouve en effet réalisée dans le milieu subcortical pendant une période couvrant tout l'hiver, entretenue par les températures basses, les précipitations, les brouillards, et l'absence d'évaporation suffisante. C'est en effet ce qu'indiquent les relevés périodiques d'humidité : à intervalles réguliers, des morceaux de plusieurs échantillons de bois étaient prélevés, immédiatement pesés, et placés ensuite dans un dessiccateur, le temps nécessaire pour que la dessiccation soit réalisée ; ils étaient à nouveau pesés et la différence de poids trouvée,

donne la teneur en eau au moment du prélèvement. Rapportée au poids sec du bois cette valeur permet de calculer l'humidité relative correspondante de l'air des galeries lors du prélèvement ; on utilise à cette fin, le diagramme figure 3. Les résultats que nous avons obtenus (tableau XX)

TABLEAU XX

Teneur en eau de bois parasités par Ruguloscolytus rugulosus durant la période hivernale et humidité relative correspondante de l'air des galeries (CERISIER CHAPONOST, hiver 1952-53).

Date de prélèvement	Poids (en g) de l'échantillon		Différence = poids d'eau	Teneur en eau p. 100 du poids sec	Humidité relative correspondante de l'air subcortical
	Avant dessication	Après dessication			
I.10.52	20,5	13,0	7,5	60	100
	15,5	9,5	6,0	60	100
10.10.52	15,5	9,5	6,0	60	100
	10,0	6,7	3,3	50	100
20.10.52	22,8	14,3	8,5	60	100
	18,9	10,7	8,2	75	100
I.11.52	18,5	10,4	8,1	75	100
	15,7	9,0	6,7	75	100
10.11.52	12,5	7,7	4,8	60	100
	11,1	6,6	4,5	70	100
20.11.52	20,5	12,0	8,5	70	100
	15,2	8,9	6,3	70	100
I.12.52	17,2	9,8	7,4	75	100
	18,5	10,8	7,7	75	100
10.12.52	15,7	9,0	6,7	75	100
	16,2	9,2	7,0	75	100
20.12.52	20,3	10,5	9,8	90	100
	17,3	8,8	8,5	95	100
30.12.52	18,8	10,2	8,6	85	100
	22,7	12,1	10,6	85	100
10.1.53	20,7	11,1	9,6	85	100
	15,6	8,5	7,1	85	100
20.1.53	21,5	12,5	9,0	70	100
	33,0	18,0	15,0	80	100
I. 2.53	18,0	10,2	7,8	80	100
	25,4	14,2	9,2	75	100
10. 2.53	24,2	13,0	11,2	85	100
	21,9	11,8	10,1	85	100
20. 2.53	19,2	10,3	8,9	85	100
	17,3	9,3	8,0	85	100

montrent en effet que pendant tout l'hiver, les bois sont suffisamment imprégnés d'eau pour assurer la saturation hygrométrique constante dans les cavités. Ce seraient donc ces fortes hygrométries qui, alliées aux basses températures de la période hivernale seraient la cause principale de la mort des larves. Il s'y ajoute vraisemblablement, dans les conditions naturelles, l'effet des alternances de température, et aussi l'effet de l'altération, survenue au cours de l'hiver de l'aliment des larves, lequel, devenu impropre, ne peut plus permettre à celles qui cependant survivent, de reprendre et de parfaire leur développement au printemps. Cette remarque faite par BUCKHORN (*in* KEEN et FURNISS 1937) à propos de *Dendroctonus*

brevicornis s'applique sans doute à la plupart des Scolytides hivernant à l'état larvaire.

Nous avons vu cependant que la mortalité hivernale paraît surtout affecter les larves qui n'avaient pas terminé leur développement avant l'hiver. Après l'hiver en effet, les survivantes de cette catégorie ne constituent guère que 2 à 5 p. 100 du total, alors qu'à l'automne, elles sont beaucoup plus nombreuses. Au contraire, la mortalité des larves en logette est très faible, ainsi que le démontrent les observations suivantes renouvelées plusieurs années de suite : des bois étaient prélevés dans la nature, après hivernage, et soigneusement décortiqués, afin d'en éliminer les larves jeunes, encore éventuellement vivantes ; ils étaient ensuite placés en étuve à 25°, pour éclosion ; lorsque celle-ci était terminée, on dénombrait, d'une part les logttes ouvertes (ce qui donne le nombre de Scolytes éclos, donc le nombre de larves ayant survécu à l'hiver) et d'autre part, les logettes qui demeuraient oblitérées par leur tampon de moulure de bois (ce qui donne le nombre d'insectes morts ; vérification est d'ailleurs faite qu'ils sont bien morts). Ces chiffres sont portés au tableau XXI :

TABLEAU XXI

Mortalité hivernale chez les larves de Ruguloscolytus rugulosus de dernier stade, encloses dans les logettes nymphales.

Origine de l'échantillon	Date de mise à l'éclosion	Résultats après éclosion		Mortalité p. 100
		Logettes ouvertes (= larves survivantes)	Logettes oblitérées (= larves mortes)	
Chaponost (cerisier)	20.2.52	169	15	8,1
		115	5	4,1
		123	7	5,4
		130	7	5,1
		131	10	7,1
Saint-Genis (prunier).....	9.3.52	221	14	6,0
		103	5	3,0
		122	7	5,4
Chaponost (cerisier)	1.3.54	141	6	4,2
		173	5	2,3
		230	13	5,7
Saint-Genis (prunier).....	3.3.54	157	12	7,1
		117	4	3,3
		111	8	6,7
		134	5	3,5
Les Barrolles (abricotier)	5.3.54	226	10	4,2
		150	6	3,8
		107	0	0
		231	14	5,7
		117	6	4,8

on en tire aisément le taux de mortalité survenu pendant l'hiver sur les larves de ce stade : il n'excède guère 3 à 5 p. 100, encore faut-il noter

qu'il comprend au moins la mortalité naturelle normale au stade nymphal. Si l'on se rapporte au taux général de mortalité hivernale que l'on peut considérer comme étant en moyenne de 50 p. 100, on calcule que le taux réel de mortalité à ce stade n'intervient dans l'ensemble que pour une part encore moindre, qui est d'environ 2 à 3 p. 100 du total des insectes morts au cours de l'hiver.

Donc, parmi les larves en présence au début de l'hiver, périssent essentiellement à l'hivernage, celles qui n'ont pas alors terminé leur développement. On peut considérer qu'elles sont, dans l'ensemble, nées plus tardivement que les autres ; comme les œufs n'hivernent pas non plus, ce serait donc toute la « queue » de la deuxième génération, qui ferait les frais principaux de la mortalité hivernale. Cette vue est encore confirmée par les faits suivants :

Dans les expériences relatées plus haut pour la mise en évidence de la mortalité hivernale, nous avons constaté que les éclosions ne s'échelonnent pas de la même façon selon qu'il s'agit d'échantillons ayant ou non été soumis à l'hivernage avant passage à 25°. Pour ceux qui n'avaient pas subi l'hibernation, les éclosions d'imagos commençaient après un assez long délai (imputable, nous l'avons vu, à un phénomène d'arrêt du développement) et s'échelonnaient sur une durée de l'ordre d'au moins 40 à 60 jours, quelquefois davantage, durée comparable à celle de l'échelonnement des pontes dans la nature ; au contraire, pour les échantillons mis à éclore après avoir subi l'hivernage, les imagos commencent à apparaître au bout de 8 à 10 jours (délai correspondant à la durée de nymphose) et ne s'échelonnent plus que sur 15 à 20 jours environ, échelonnement normal et comparable à celui d'un lot de larves prélevé à la même époque dans les logettes nymphales et mis dans les mêmes conditions, directement en boîte de Pétri par exemple, et observé à titre de témoin. Tout indique donc que les larves plus jeunes n'hivernent pas.

En conclusion générale de ce paragraphe sur la mortalité hivernale, nous pouvons donc admettre que, de tous les stades en présence au début de l'hiver, seules sont capables de survivre dans de bonnes conditions, les larves ayant alors terminé leur développement, et enclouées dans les logettes nymphales. Ni les œufs, ni les imagos ne passent l'hiver, et quant aux larves plus jeunes, la faible proportion qui arrive parfois à passer l'hiver, est sans importance pratique : elles sont en effet promises en tout état de cause à la mort, du fait de l'altération de leur aliment normal, ou encore du fait qu'elles peuvent devenir la proie d'Hyménoptères parasites (cf. plus loin).

3° Discussion. Interactions des facteurs climatiques.

Ces faits étant établis, on conçoit que l'importance numérique de la population qui éclot après hivernage, soit fonction, non pas de la tota-

lité de la population qui à un stade quelconque entreprend l'hibernation, mais seulement de la proportion, par rapport à ce total, de larves qui ont terminé leur développement.

Or, cette fraction de la population, que nous pouvons appeler « stock hivernant » varie, toutes autres choses égales, selon les diverses conditions des diverses années, et dépendra, évidemment en premier lieu, de la mortalité générale en cours de développement, sur la génération dont elle fait partie, et par conséquent, des facteurs climatiques pendant la période considérée, en même temps que, dans une certaine mesure, des facteurs parasitaires.

Mais, le nombre total d'insectes, et leur taux de mortalité étant supposés égaux, l'importance du stock hivernant peut dépendre aussi des conditions rencontrées par ces insectes pour leur développement : si par exemple les conditions sont favorables, un plus grand nombre de larves auront de chance d'atteindre la fin du dernier stade. De même, un individu donné aura d'autant plus de chances d'y parvenir que l'œuf dont il est issu, a été déposé plus précocement. Les œufs étant, comme nous l'avons vu, loin d'être tous pondus en même temps pour une génération donnée, l'importance du stock hivernant sera d'autant plus grande que les pontes auront pu être plus précoces, et qu'elles seront au total échelonnées sur un temps moindre. L'échelonnement de ces pontes dépend lui aussi des conditions climatiques, ainsi que l'échelonnement des sorties des insectes qui les déposent.

Les facteurs climatiques influent donc sur l'importance du stock hivernant, soit directement par leur action sur la mortalité, soit indirectement, par l'intermédiaire de l'échelonnement plus ou moins important qu'ils peuvent, à tous les stades, conditionner. Il se produit par conséquent, tout au long de la saison, toute une série de modes d'intervention des facteurs climatiques, dont les influences découlent souvent les unes des autres, et se succèdent « en chaîne » pour finalement conditionner l'importance du stock hivernant, et par là celle des populations à venir. Pour fixer les idées, nous représenterons par un schéma général théorique quelques-unes de ces influences (fig. II).

Figurons par exemple (en X) la courbe de distribution selon l'âge, à un moment donné, d'une population donnée de Scolytes, étant entendu d'une part qu'il s'agit d'une population fictive, et d'autre part que l'âge des insectes est compté non pas en jours, mais en « unités de développement » (ici « jours-degrés » au-dessus du zéro de développement, le nombre d'unités de développement requises pour assurer le cycle complet d'un individu étant fixé plus ou moins arbitrairement dans ce cas à 400). Nous supposons que cette courbe (X) représente la distribution par âges d'une population de première génération, la veille d'un jour J de sortie des premiers imagos. Nous portons à partir de J, sur la figure,

la courbe cumulative (également théorique) des températures effectives en jours-degrés pour une année donnée A. Cette courbe « plafonne » lorsque les températures journalières deviennent régulièrement inférieures au zéro de développement de l'espèce. Considérant pour simplifier, la même population, et partant du même jour, portons aussi la courbe cumulative des températures effectives d'une autre année B ; que nous

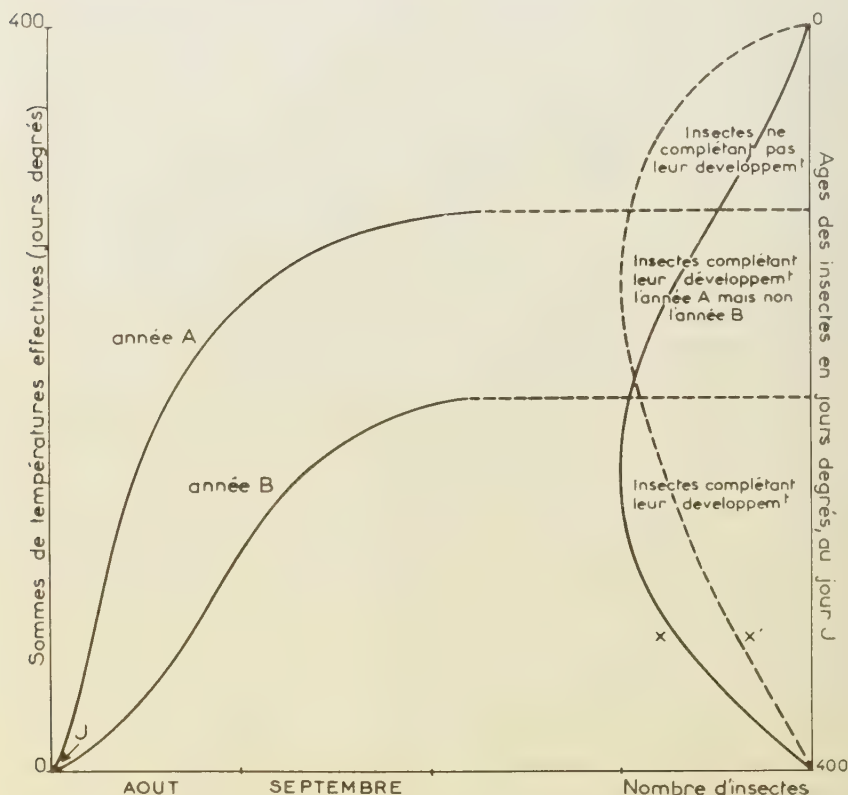


FIG. 11. — Représentation graphique théorique de l'influence des conditions climatiques (de la température en particulier) de l'année sur l'importance du « stock hivernal » chez *Ruguloscolytus rugulosus* (voir texte).

supposerons plus fraîche que A : elle plafonne à un niveau par conséquent inférieur. L'intersection des niveaux où plafonnent ces courbes, avec la « pyramide des âges » délimite sur cette dernière, et pour chacune des années considérées, la proportion d'insectes qui arrivent à terminer leur développement : elle est déjà sensiblement inférieure pour B à ce qu'elle est pour A. Les imagos ainsi éclos procèdent à la ponte, mais le nombre d'œufs pondus l'année B sera également inférieur, non seulement en valeur absolue, parce que le nombre de femelles sorties est moindre, mais aussi

en valeur relative, parce que les conditions de température ne permettent à chacune d'elles qu'une ponte moins rapide, donc moindre. Enfin, la proportion par rapport au total des œufs pondus, de larves capables d'hiverner, sera aussi inférieure en B, du fait que les conditions climatiques ne permettent qu'un développement plus lent.

Si maintenant nous considérons une population moins nombreuse, ou une population se trouvant au jour J, plus riche en stades jeunes (X' sur la figure) en conséquence par exemple de conditions défavorables pendant le développement de la génération en question, on obtiendra, pour chacune des années, un stock hivernant respectivement moindre que pour la population X, avec, évidemment entre A et B, des différences analogues.

Nous ne donnons par ce graphique qu'une représentation tout à fait théorique et très schématique des phénomènes qui se produisent ; il n'a pas été tenu compte pour cette démonstration, par exemple des conditions climatiques particulières du biotope subcortical et de leurs variations, non plus que de la différence entre les zéro de développement de la nymphe et des autres stades. On peut cependant admettre que, si l'on considère un certain périmètre, cette démonstration donne une image assez fidèle des multiples aspects de l'influence du climat et des interdépendances de ces influences, ainsi que du mécanisme de régulation des populations par les facteurs climatiques.

Nous avons d'ailleurs, par quelques expériences, obtenu une illustration moins théorique de quelques-uns de ces phénomènes.

Trois lots de branches sont soumis dans la nature, à l'attaque de *Ruguloscolytus rugulosus*. Toutes ces branches provenaient d'un même arbre (un prunier) ; mais, dans l'impossibilité où l'on est de modifier à volonté l'échelonnement des attaques, nous avons recouru à l'artifice consistant à ne soumettre ces trois lots à l'infestation que successivement, à dates échelonnées, soit à partir du 1^{er} août pour le premier, du 14 août pour le second, du 28 août pour le troisième : les populations respectives bénéficiaient donc de conditions climatiques de moins en moins favorables à leur développement. Au début de la période hivernale, le 10 octobre, chaque lot était scindé en deux parties, à première vue équivalentes : l'une était placée immédiatement à 25° pour éclosions, l'autre ne devant y être mise qu'après avoir passé tout l'hiver dans les conditions naturelles à l'extérieur. Nous réalisions donc, pour chacun des trois lots, l'expérience tendant à déterminer le taux de mortalité hivernale : on totalise en effet les éclosions obtenues de chaque fraction des trois lots, et l'on compare deux à deux les résultats obtenus.

Cette expérience fut réalisée successivement en 1952-53 et en 1953-54. Les résultats en sont donnés au tableau XXII. La diminution du taux de multiplication du fait de l'hivernage, ou, ce qui revient au même,

l'accroissement du taux de mortalité est d'autant plus élevé que les attaques ont été plus tardives : la baisse de taux de multiplication est, pour les trois lots, respectivement de 16, de 37 et de 77,3 p. 100 en 1952-53, et de 7,4, 48,7 et 76,6 p. 100 en 1953-54. Les taux de mortalité parasitaire sont par ailleurs très faibles, sans doute à cause de la précaution que nous avons observée de faire procéder à ces attaques dans un endroit

TABLEAU XXII

*Influence de la date de l'attaque sur la mortalité hivernale
chez Ruguloscolytus rugulosus.*

A. — Résultats des lots mis à l'éclosion avant l'hibernation.

B. — Résultats des lots mis à l'éclosion après l'hibernation dans la nature.

1^o — Expérience n° 1 : hiver 1952-53

Date de début des attaques	1.8.52		12.8.52		28.8.52	
	Lot A	Lot B	Lot A	Lot B	Lot A	Lot B
Nombre de familles.....	50	42	57	52	97	68
Nombre de Scolytes éclos	598	425	432	254	1 122	176
Taux de multiplication	12	10,1	8,1	5	11,5	2,5
Abaissement du taux de multiplication après l'hibernation	16 p. 100		38,2 p. 100		77,3 p. 100	
Nombre d'Hyménoptères parasites éclos	35	39	103	57	5	23
Nombre de parasites par famille de Scolytes ..	0,7	0,9	1,9	1,1	—	0,3
Durée totale des éclosions des Scolytes (en jours)	43	16	38	14	46	15

2^o Expérience n° 2 : hiver 1953-54

Date de début des attaques	1.8.53		12.8.53		28.8.53	
	Lot A	Lot B	Lot A	Lot B	Lot A	Lot B
Nombre de familles.....	58	64	54	58	53	50
Nombre de Scolytes éclos	702	718	887	499	1 252	276
Taux de multiplication	12,1	11,2	16,4	8,4	23,6	5,5
Abaissement du taux de multiplication après l'hibernation	0,7 p. 100		48,7 p. 100		76,6 p. 100	
Nombre d'Hyménoptères parasites éclos	120	101	64	68	78	67
Nombre de parasites par famille de Scolytes ..	2,0	1,5	1,1	1,1	1,4	1,3
Durée totale des éclosions des Scolytes (en jours)	64	19	61	20	68	18

assez écarté ; l'action des Hyménoptères peut donc être considérée comme négligeable. En outre, et en confirmation des observations précédentes, l'éclosion s'est échelonnée sur un temps considérablement plus long pour les échantillons non soumis à l'hivernage que pour les autres.

Nous pouvons donc maintenant nous représenter assez nettement les mécanismes de l'action régulatrice des facteurs climatiques sur les populations de *Ruguloscolytus rugulosus* au cours de leur vie subcorticale, en dépit des difficultés que présente l'étude de ce milieu. Les données expérimentales de laboratoire, d'ailleurs limitées à ce qui nous était nécessaire pour interpréter les phénomènes naturels, nous permettent la con-

firmation des observations faites dans la nature, et nous retiendrons en particulier l'influence importante sur la mortalité, des fortes humidités, ainsi que les réactions « en chaîne » des facteurs climatiques sur les populations. Nous verrons plus loin que, fort vraisemblablement, les facteurs climatiques peuvent avoir d'autres modes d'action encore, en s'exerçant par exemple sur le stade imaginal, mais que, du moins dans les conditions actuelles, l'évaluation de cette part de leur activité ne paraît que très difficilement possible.

IV. — RÉSISTANCE DU MILIEU. FACTEURS TROPHIQUES. PHYSIOLOGIE DE LA PLANTE-HÔTE

Nous avons plus haut attiré l'attention sur les particularités climatiques du biotope subcortical. Un autre de ses caractéristiques est qu'il constitue, en même temps que l'habitat proprement dit de *Ruguloscolytus rugulosus*, la réserve alimentaire elle-même des larves ; celles-ci en effet se nourrissent dans la zone cambiale, surtout de liber, empiétant un peu sur l'aubier, et les galeries qu'elles forent ne sont autre chose que des dégâts de nutrition.

Chez certaines espèces de Scolytides (*Hyléini* par exemple) les galeries larvaires ne se croisent en général pas ni ne s'enchevêtrent d'un système à l'autre. Chez certaines autres, parmi lesquelles précisément *Ruguloscolytus rugulosus*, elles peuvent au contraire se chevaucher, s'entremêler, à tel point parfois que le système primitif n'est plus en fin de compte reconnaissable, et que seules demeurent distinctes, parmi un fouillis dirigé dans tous les sens, les galeries maternelles, que l'on reconnaît à leur calibre plus fort et à leur orientation constante dans le sens de l'axe de la branche.

Les possibilités de déplacement de cette larve xylophage se trouvent ainsi strictement limitées par ses capacités à se nourrir, puisqu'elle ne progresse qu'en prenant appui sur les parois de la galerie qu'elle fore, et à mesure qu'elle procède à ce forage.

Considérons donc un élément donné de l'habitat, soit par exemple un tronçon de branche. Il constitue pour les larves qu'il héberge, un milieu fermé d'où il est impossible aux larves de s'évader en cas de carence ou d'altération de l'aliment. Dans ce cas encore, l'insecte est incapable de réagir par le mouvement et d'aller rechercher ailleurs la nourriture qui vient à lui faire défaut.

A. — Influence de la densité de peuplement.

Un tronçon de branche quelconque n'offre donc qu'une quantité limitée d'aliment aux larves qu'il héberge. Et si par exemple cette quantité est insuffisante pour assurer le développement complet de tous les

insectes issus de tous les œufs qui y ont été pondus, il est fatal qu'il en résulte une certaine mortalité.

Nous avons tenté d'étudier ce facteur, en laboratoire, par la méthode d'élevage. Il était cependant impossible d'évaluer en poids, les quantités de nourriture mises, dans un échantillon donné, à la disposition des insectes-hôtes ; pour recourir par exemple à leur évaluation en matière sèche, il eût fallu détruire l'échantillon, ce qui entraînait l'impossibilité même de faire l'expérience. Aussi avons-nous pensé rapporter les quantités de nourriture à des unités de surface, mesurées après la fin de l'élevage. Plus précisément, nous avons rapporté les résultats obtenus à la surface disponible par famille de Scolyte. La notion de quantité de nourriture se trouvait donc ramenée à une notion de densité de pullulation.

1° Méthode d'étude.

A condition de respecter certaines exigences dans le choix des échantillons destiné à ces élevages, on peut, sinon éliminer complètement, du moins largement atténuer, certaines causes d'erreurs. Les tronçons de branche ont par exemple toujours été prélevés sur le même sujet végétal (un prunier d'une part, un cerisier d'autre part) ; de plus, nous nous sommes attaché à choisir des bois ne présentant pas entre eux une trop forte différence de calibre (1,5 à 2,5 cm de diamètre) afin de pouvoir considérer, pour tous, l'épaisseur de l'écorce comme sensiblement équivalente. Enfin, nous avons utilisé des branches les plus droites possibles, non tortueuses, bien régulières, avec le moins possible de rameaux ou de moignons, afin d'éviter les erreurs dans les mensurations.

En ce qui concerne les insectes eux-mêmes, nous avons utilisé des Scolytes provenant eux-mêmes d'élevages antérieurs sur l'essence même devant servir aux expériences, c'est-à-dire selon les cas, sur Prunier ou sur Cerisier, en vérifiant d'autre part que les lots d'insectes étaient indemnes de Nématodes et non porteurs d'Acariens.

Nous avons donc conduit plusieurs séries d'élevages, dans les conditions standard avec des matériels répondant à ces normes. On prenait des branches de 30 cm au plus de longueur, pouvant tenir dans les boîtes vitrées, et l'on mettait en leur présence, un nombre de Scolytes variable, mais, sauf exceptions, toujours suffisamment élevé pour que l'on puisse estimer *a priori* que le seuil de surpopulation sera atteint. L'élevage est maintenu jusqu'à la fin de l'éclosion des imagos de la génération à laquelle il donne naissance.

Les bois sont alors décortiqués, et l'on dénombre les galeries maternelles, dont la trace reste toujours apparente : le chiffre obtenu est représentatif du nombre de femelles ayant pondu dans l'échantillon considéré, ou encore du nombre de familles de Scolyte qu'il a hébergé. On dénombre

d'autre part les logettes nymphales qu'elles soient ou non encore oblitérées par leur tampon de moulure : le chiffre obtenu représente le nombre d'insectes arrivés à la fin de leur développement larvaire. Galeries et logettes sont, au fur et à mesure de leur dénombrement, marquées au crayon gras afin d'éliminer les possibilités d'erreurs par oubli ou par redoublement.

Pour chaque tronçon de bois, le rapport des deux chiffres obtenus donne le taux de multiplication de l'insecte ⁽¹⁾.

On mesure ensuite, après décortication, la surface. La longueur et la circonférence sont prises sur chaque échantillon, à l'aide d'un fil : plusieurs mesures sont faites dont on retient la moyenne comme valeur définitive. La surface totale, aisément calculée est divisée par le nombre de familles, et l'on obtient la surface disponible au départ par famille.

2° Exposé et discussion des résultats.

Les résultats de ces élevages ont été rassemblés au tableau XXIII et exprimés graphiquement à la figure 12, qui met en lumière une nette corrélation entre la surface disponible par famille (donc la quantité de nourriture) et le taux de multiplication. En effet, tous autres facteurs étant égaux, le taux de multiplication paraît inversement proportionnel à la surface disponible par famille : il tend vers la nullité lorsque celle-ci est inférieure à 5 cm carrés environ (pratiquement d'ailleurs il ne doit sans doute jamais atteindre cette valeur nulle). Ceci en deçà d'une certaine valeur minima de la surface, valeur au-delà de laquelle les besoins en nourriture de tous les insectes pouvant être assurés, le taux de multiplication n'a d'autre limite que la fécondité des insectes : théoriquement la courbe plafonnerait aux environs du potentiel de fécondité moyen ; pratiquement, la limite dépend de la fécondité réelle des femelles ayant pondu sur les échantillons en question. On a dans ces derniers cas affaire à des bois non surpeuplés reconnaissables en fin d'expérience au fait que l'on y retrouve des portions plus ou moins importantes de liber non consommé. Au contraire, dans les échantillons surpeuplés, cambium et liber ont été complètement dévorés, et il n'en reste qu'une mince cuticule, séparée de l'aubier par une abondante masse de déchets excrémentiels ou « frass ».

Pourtant, malgré une certaine homogénéité d'ensemble des résultats, on peut noter des variations assez considérables : pour une même surface occupée dans certains cas, le taux de multiplication a varié presque du simple au double (cf. n° 9 et 12).

(1) Remarquons que l'expression « taux de multiplication » n'a pas dans ce cas exactement la même signification que précédemment : il est en effet calculé sur le nombre de larves ayant terminé leur développement.

Nous considérons que les mesures de longueur et de circonférence sont effectuées au millimètre près ; l'erreur au dénombrement des lo-

TABLEAU XXIII

Taux de multiplication de Ruguloscolytus rugulosus obtenus en élevage à 25°, en fonction de la densité de pullulation.

N°	Nombre de galeries de ponte	Nombre de logettes	Surface de l'échantillon	Surface disponible par famille	Taux de multiplication
A. — Sur prunier.					
			cm ²	cm ²	
1	27	65	115,0	4,25	2,4
2	21	59	118,4	5,6	2,8
3	9	27	36	4,0	3,0
4	14	55	62,1	4,4	3,8
5	10	51	58	5,8	5,1
6	13	89	62,1	4,7	6,8
7	12	94	72	6,0	7,8
8	8	37	56	7,2	7,9
9	10	91	82,3	8,2	9,1
10	8	98	63,9	8,0	12,5
11	8	108	64,8	8,1	13,5
12	10	161	87,5	8,7	16,1
13	12	214	114	9,5	17,8
14	8	161	72,5	9,0	20,0
15	4	92	48	12,0	23,0
16	5	133	60	12,0	26,6
17	5	156	64	12,8	31,2
18	8	321	121,9	15,2	41,1
19	9	380	116,1	13,0	42,0
20	3	128	48,6	16,2	42,7
21	8	357	114	14,2	44,6
22	6	282	110,8	16,8	47,0 ⁽¹⁾
23	2	95	67,5	33,7	47,5 ⁽¹⁾
24	2	126	87,5	43,7	53,0 ⁽¹⁾
B. — Sur cerisier.					
			cm ²	cm ²	
25	25	65	152,0	5,0	2,6
26	23	70	137	5,5	3,0
27	22	141	165	7,5	6,8
28	13	112	100,8	7,7	8,6
29	12	198	132	11,0	16,5
30	19	317	207	10,9	16,6
31	7	276	92,5	13,2	39,8
32	5	211	108	21,6	42,2 ⁽¹⁾
33	8	344	165	20,8	43,0 ⁽¹⁾
34	3	137	137,5	45,8	45,7 ⁽¹⁾
35	8	367	143,8	17,9	45,9
36	2	92	90	45,0	46,0 ⁽¹⁾
37	3	211	92,8	30,9	70,3 ⁽¹⁾

(1) Échantillons non surpeuplés, reconnaissables à ce que la nourriture disponible n'y a pas été entièrement consommée par les larves.

gettes nymphales, s'il y en a une, ne dépasse certainement pas 1 p. 100 : elle est nulle au nénombrement des galeries maternelles. Nous pensons par conséquent que la marge d'erreur relative sur le résultat, variable selon l'échantillon, ne dépasse en aucun cas le 1/10^e, et qu'elle est en

général de l'ordre du 1,50^e au 1,25^e. Ces variations sont donc imputables à d'autres facteurs que les erreurs de mesure.

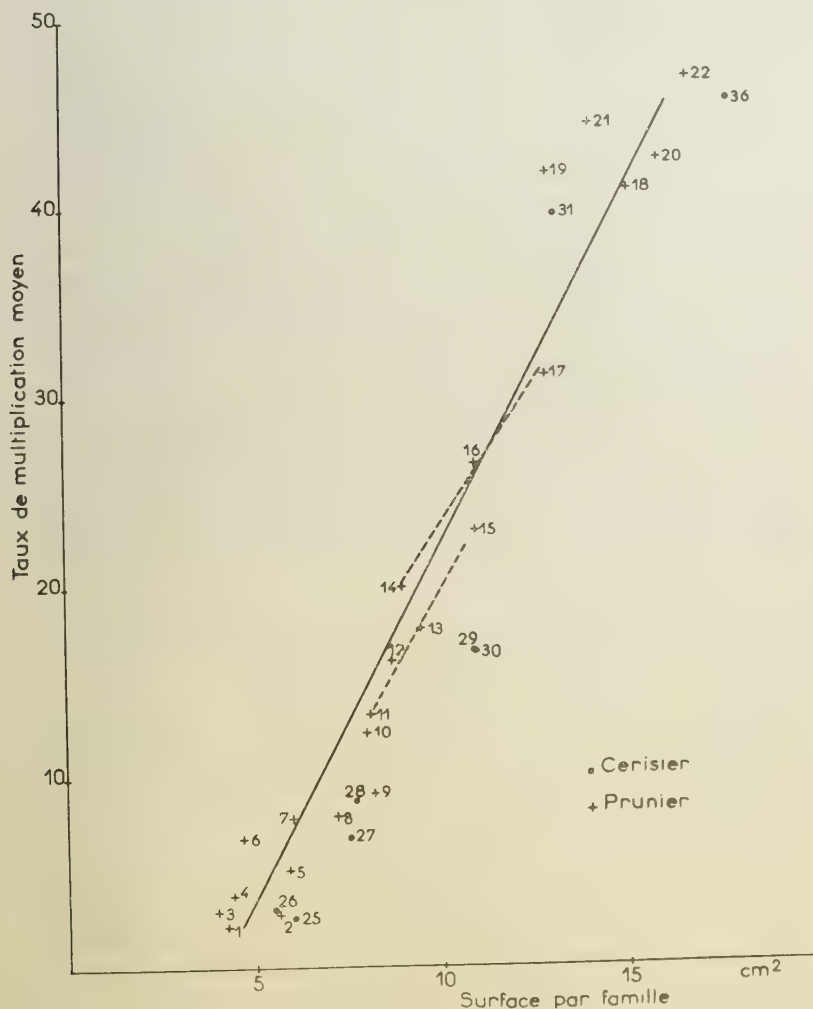


FIG. 12. — Taux de multiplication chez *Ruguloscolytus rugulosus* en fonction de la densité de peuplement des branches. Élevage ; conditions « standard ».

Il faut tenir compte en particulier des variations dans la fécondité réelle des femelles soumises à ces élevages : la moyenne de fécondité, calculée sur 125 femelles était en effet d'environ 55 œufs ; mais nous savons que les variations individuelles en sont très importantes. Le nombre

d'insectes pondant sur chaque tronçon est d'autre part relativement restreint, et les variations de fécondité sont d'autant moins « amorties » que l'échantillon est moins peuplé : il en résulte en particulier que, si le seuil de surpopulation est atteint, le taux de multiplication obtenu sur l'échantillon considéré sera, à nombre égal de femelles ponduses, d'autant plus faible que leur fécondité réelle est plus élevée.

Nous avons d'autre part été obligé de procéder à plusieurs séries successives d'expériences, du fait de l'impossibilité de réunir en même temps un nombre assez grand d'insectes pour obtenir suffisamment de résultats en une seule fois, et aussi du fait de la nécessité de rejeter parfois certains échantillons non surpeuplés, donc relativement peu intéressants ici. Malgré la précaution de prélever ces bois toujours sur le même végétal, la possibilité demeure de variations qualitatives de la valeur nutritive des diverses séries, selon la saison, ou selon même l'endroit du prélèvement.

La corrélation entre la quantité de nourriture disponible et le taux de multiplication reste cependant assez nette, et le phénomène se vérifie sur Cerisier comme sur Prunier. Elle est d'ailleurs particulièrement nette pour certains groupes d'échantillons relevant de la même série d'expériences, tels par exemple les n^{os} 11, 13 et 15 d'une part, les n^{os} 14, 16 et 17 de l'autre, dont les points représentatifs sur le graphique figure 12 sont reliés entre eux par un trait tiré.

3^o Incidences du facteur « Densité de peuplement » dans les conditions naturelles.

On peut donc tenir pour acquis qu'en deçà d'un certain seuil, une diminution de la surface disponible provoque un abaissement du taux de multiplication : c'est une véritable concurrence intraspécifique, dont il reste à déterminer les incidences dans la nature.

Nous avons, à cet effet, procédé à des mesures systématiques des surfaces sur de très nombreux échantillons de bois infestés, en même temps qu'au dénombrement des galeries maternelles qu'ils comportaient. Ces vérifications, faites sur Prunier, sur Cerisier et sur Abricotier, nous ont amené à constater que les densités de peuplement critiques paraissent n'être, dans la nature, que rarement atteintes. On peut d'ailleurs dans de nombreux cas, s'en rendre compte au premier coup d'œil, sans avoir à faire des mesures. Si, d'après ce qui précède, on admet que la surface minima critique par famille est d'environ 15 à 20 centimètres carrés, on constate en effet que dans les échantillons naturels, la surface disponible est souvent de l'ordre de 30, 50 cm carrés par famille et souvent davantage. Nous n'avons guère rencontré d'échantillons pouvant être considérés comme surpeuplés que pour la deuxième génération 1952,

et seulement sur quelques branches de Cerisier et d'Abricotier, de petit calibre. (Il faut noter en effet que ce sont précisément les rameaux les moins gros qui ont le plus de chances de se trouver surpeuplés.) Or, la deuxième génération 1952 correspond justement à une époque où, du fait d'un important vol d'imagos, on a noté, en divers points, d'assez fortes infestations.

Mais, en admettant même que soient atteintes dans certains cas, les densités critiques, d'autres facteurs peuvent intervenir : facteurs climatiques, parasites, et, pour la deuxième génération, mortalité hivernale. Tous interviennent en général au cours du développement des larves, et en détruisent un certain nombre avant croissance complète, ce qui a pour effet de remettre à la disposition des survivantes, une certaine quantité d'aliment, et finalement restreint les conséquences que pourrait avoir le surpeuplement.

Il faudrait donc considérer que le facteur « densité de peuplement » ne jouerait un rôle important que dans certains cas où, d'une part l'action des autres facteurs limitants serait elle-même faible, et où d'autre part, les pullulations seraient exceptionnellement abondantes. TRAGARDTH (1938) et HANSON (1927 et 1939) semblent avoir fait sur *Myelophilus minor* HART. des observations de cet ordre, mais nous n'en disposons pas, qui permettraient sur la présente espèce, de vérifier cette hypothèse.

B. — État physiologique de la plante-hôte.

Si, au moment du vol des imagos, nous considérons une certaine population de Scolytes, dans une aire de dispersion donnée, on peut présumer que les conditions déterminant la mortalité par surpopulation chez la descendance de ces insectes, ont d'autant moins de possibilités d'être réunies que le nombre de végétaux attaqués sera plus important, ce qui revient à dire que la quantité d'aliment sera plus grande.

Nous avons vu que l'infestation du végétal par *Ruguloscolytus rugulosus* paraissait être conditionnée par une attractivité chimiotactique, que l'on peut estimer dépendre de l'état physiologique du sujet, état alors passagèrement ou irréversiblement déficient.

On peut dire par conséquent que tout facteur tendant à accroître le nombre de sujets ainsi réceptifs (nous avons vu en particulier que la sécheresse était fréquemment invoquée comme l'un d'eux) diminue du même coup les possibilités de surpopulation, et la mortalité qui pourrait s'ensuivre.

Nous savons également que l'état physiologique du végétal hôte intervient pour conditionner ses capacités de résistance à l'attaque ou de réactions au développement des insectes. Les épanchements de sève

ou de gomme par exemple, éliminent les imagos soit qu'ils les fassent fuir, soit qu'ils les étouffent et les asphyxient ; ils peuvent ultérieurement, si la ponte a pu être, tant bien que mal, effectuée, intervenir pour provoquer une importante mortalité aux stades d'œufs ou de jeunes larves : nous avons fait, à plusieurs reprises, notamment sur Pêcher, des observations de cet ordre.

Ces réactions seront d'autant moins fréquentes et moins vigoureuses que le végétal est plus débilité ; elles sont d'autre part d'autant moins efficaces que le nombre d'insectes qui attaque un végétal ou un organe végétal donné, est plus élevé. Enfin, leur efficacité va diminuant constamment du fait de l'épuisement progressif du sujet provoqué par ces épanchements mêmes.

Enfin, l'état physiologique du végétal peut être considéré comme un des facteurs de la valeur nutritive de l'aliment que ses tissus constituent pour l'insecte. Il pourrait avoir de ce fait une influence sur la vitesse du développement, voire, dans certains cas, sur la mortalité.

Nous bornerons là cette rapide revue des aspects divers de l'intervention de la physiologie du végétal, comme facteur de régulation des populations. Ces diverses influences, ne peuvent en l'état actuel, être correctement évaluées, d'autant qu'elles varient elles-mêmes vraisemblablement selon les espèces végétales, les variétés, ou même les individus. Nous ne savons en effet que très peu de la physiologie de la nutrition de l'insecte et de ses exigences trophiques, et nous ne savons rien des conditions exactes dans lesquelles le végétal lui-même se trouve être attractif. Même les conditions de nutrition des arbres fruitiers sont encore mal connues, et l'on en est encore pour expliquer leurs déficiences, à invoquer le plus souvent des causes « générales » comme la sécheresse, l'asphyxie des racines, une mauvaise circulation de la sève, etc.

Toutefois, ces divers facteurs constituent en somme l'aspect qualitatif du facteur « alimentation » dans la résistance du milieu à la multiplication du Scolyte ; ils étaient comme tels, inséparables de l'aspect quantitatif, que nous avons étudié. On ne pouvait donc les passer entièrement sous silence, malgré l'ignorance où nous sommes de la valeur réelle de leur intervention comme facteurs limitants.

V. — RÉSISTANCE DU MILIEU.

FACTEURS BIOTIQUES (ENNEMIS NATURELS)

Les ennemis naturels de Scolytides sont nombreux et variés, et beaucoup d'entre eux d'ailleurs communs à plusieurs espèces-hôtes. Les auteurs italiens GOIDANICH et RUSSO ont d'ailleurs procédé, pour certaines espèces, à des inventaires très complets des parasites et des prédateurs, avec parfois leur description anatomique et morphologique très détail-

lée : GOIDANICH a ainsi étudié ceux précisément de *Ruguloscolytus rugulosus*, RUSSO ceux de *Phleotribus scarabeoides* et de *Chaetoptelius vestitus*.

Cependant, l'étude biologique de ces ennemis naturels, et surtout la recherche de la valeur de leur rôle comme facteurs limitants n'ont été que très succinctement abordées. Sur ce point, on ne trouve guère dans les travaux que nous venons de citer, que des remarques d'ordre général ; les classifications par ordre d'importance données par les auteurs, peuvent paraître quelque peu arbitraires, car les données de base sur lesquelles elles pourraient reposer (dénombrements de populations par exemple) ne sont pas fournies.

C'est encore dans cet esprit écologique que nous avons cherché à étudier les ennemis naturels de *Ruguloscolytus rugulosus* dans la région lyonnaise. Dans une notule précédente (SCHVESTER 1954) nous en avons déjà donné un inventaire succinct, en émettant alors quelques hypothèses sur le mécanisme de leur action, et leur valeur comme facteurs limitants. Comme on le verra, nous avons été amené à reviser nos vues. Enfin, nous donnerons ici certaines précisions d'ordre biologique sur quelques espèces peu ou non connues.

Nous avons distingué, parmi ces facteurs biotiques, d'une part les ennemis d'origine végétale (Mycoses par ex.) et d'autre part les ennemis animaux (Oiseaux, Insectes, Acariens, Nématodes). L'ordre adopté ici pour leur étude, n'est pas celui de la classification normale, mais découle de l'importance respective des divers groupes, telle que nous avons pu l'apprécier par nos observations.

A. — Parasites végétaux.

L'étude des parasites d'origine végétale (Bactéries, et surtout Champignons) ressort de disciplines spécialisées et nécessite la mise en œuvre de techniques particulières qu'il ne nous a pas été possible d'appliquer. Aussi nous bornerons-nous ici à signaler quelques faits d'observation précis.

En 1951, et surtout en 1954, nous avons récolté dans la nature, de nombreux échantillons de bois attaqués, présentant la particularité de n'avoir donné naissance à aucun insecte imago, en dépit de l'existence de nombreuses galeries maternelles où la ponte semblait avoir été selon toute apparence normale : des larves s'étaient effectivement jusqu'à un certain point, développées, ainsi que l'attestaient les galeries larvaires, mais elles étaient mortes par la suite assez rapidement ; on pouvait retrouver un certain nombre de cadavres. A la limite du bois et de l'écorce de ces échantillons, on observait un stroma blanchâtre permettant d'attribuer la mort de ces larves à une épizootie d'origine vraisemblablement

mycélienne. Le ou les organismes responsables n'en ont pas été identifiés, mais nous avons noté le caractère « catastrophique » de cette maladie, qui avait détruit la totalité des larves dans la zone où elle s'était répandue. L'abondance des échantillons présentant de tels caractères en 1951 puis en 1954, années à précipitations très abondantes, et leur absence en 1952 année sèche permet l'établissement d'une corrélation entre l'humidité et le développement et la propagation de ces épizooties mycéliennes.

Ceci serait confirmé par les observations suivantes : en 1951, procédant à des expériences préliminaires en vue de la détermination de la vitesse de nymphose du Scolyte à diverses températures, nous avons placé plusieurs lots de larves (50 par lot) toutes de même origine (Chapost, sur Cerisier) aux températures respectivement de 20, 25 et 30°, et pour chacune de ces températures aux humidités relatives de 75 et 100 p. 100. Dès le lendemain, dans les lots placés à la saturation hygrométrique, on remarquait, sur certaines larves, l'apparition d'un stroma blanchâtre, qui devait par la suite devenir rose ou rosâtre, en s'épaississant ; au bout de quatre jours, toutes les larves placées à 100 p. 100 d'humidité relative étaient, quelle que soit la température, atteintes ; toutes périrent sans avoir même amorcé la nymphose ; cependant, dans les lots placés à 75 p. 100 d'hygrométrie, l'apparition des premiers symptômes extérieurs de la maladie n'était notée qu'au bout de 6 jours et sur quelques larves seulement ; par la suite, 40 à 60 p. 100 des larves, selon les lots parvinrent à effectuer complètement la nymphose et à donner naissance à des imagos.

Le champignon responsable de cette épizootie était peut-être, et sous toutes réserves quant à l'identification, *Beauveria densa*. Mais les observations ci-dessus paraissent bien traduire l'existence chez ces larves, d'une infection latente qui fut activée par les fortes humidités.

B. — Oiseaux.

Il n'est pas toujours possible, pour beaucoup d'insectes, de caractériser l'intervention des oiseaux en tant que prédateurs. Dans le cas présent d'insectes xylophages, il est plus facile d'observer les traces de leur activité, principalement lorsqu'elle s'exerce aux dépens des larves.

C'est ainsi que les Pics, et notamment *Picus viridis* L. que nous avons souvent surpris au travail, arrivent à faire d'importantes consommations de larves de Scolyte. Ils décortiquent les bois hébergeant les insectes, et explorent même les logettes nymphales. D'autres espèces, telles que les Sittelles, les Grimpereaux, interviennent également, mais en général seulement dans certaines situations, particulièrement au voisinage de bois ou de bouquets de Conifères, qui constituent leur habitat normal.

Il est cependant délicat de chiffrer l'activité de ces prédateurs. Nous nous bornerons à signaler qu'elle est toujours incomplète, qu'elle est inconstante et somme toute assez sporadique. Nous ne l'avons jamais constatée qu'en hiver, particularité peut-être due au fait que les autres nourritures de ces oiseaux se raréfient alors. Leur intervention constituerait ainsi un élément à faire entrer en ligne de compte dans la mortalité hivernale ; mais il faut remarquer que, du même coup, sont détruites les larves des Hyménoptères parasites ainsi que tout autre insecte que ces oiseaux peuvent rencontrer au cours de leur exploration du milieu subcortical.

C. — Coléoptères prédateurs.

Les espèces de Coleoptères signalées comme prédatrices de Scolytides sont assez nombreuses, et pour *Ruguloscolytus rugulosus*, il a été fait état par divers auteurs de 14 espèces différentes, réparties en 7 familles, et dont la récapitulation est donnée au tableau XXIV.

TABLEAU XXIV

Coléoptères prédateurs de Ruguloscolytus rugulosus.

Familles	Espèces	Cité par :
<i>Pythidae</i>	<i>Rhinosimus planirostris</i> F.	GOIDANICH
	<i>Salpingus reyi</i> AB.	id.
<i>Anthicidae</i>	<i>Anthicus pubescens</i> LEC.	HOPKINS
<i>Cleridae</i>	<i>Thanasimus</i> sp.	id.
	<i>Phyllobæmus dislocatus</i> SAY.	id.
	<i>Opilo domesticus</i> STR.	PICARD
	<i>Pseudosclerops mutillarius</i> F.	SCHVESTER
<i>Rhizophagidae</i>	<i>Rhizophagus bipunctatus</i> SAY.	HOPKINS
<i>Cucujidae</i>	<i>Læmophleus clematidis</i> ERICHS	GOIDANICH
	<i>Læmophleus ater</i> OLIV.	id.
	<i>Læmophleus testaceus</i> FABR.	id.
<i>Cryptophagidae</i>	<i>Cryptophagus cylindrus</i> KIESW	id.
	<i>Cryptophagus dentatus</i> HERBST.	id.

La valeur réelle comme facteurs limitants de ces Coleoptères, offre matière à discussion : les mœurs prédatrices et carnassières des Clérides sont en général reconnues, mais il n'en est pas toujours de même des autres familles. Le régime alimentaire normal de la plupart serait en effet surtout nécro- ou détritiphage, et il semble que c'est accidentellement seulement qu'elles aient pu être vues se nourrissant de proies vivantes.

Ainsi par exemple, PICARD rapporte avoir observé de fortes pullulations de Cucujides dans les galeries d'*Hypoborus ficus*, mais dément presque formellement qu'ils soient carnassiers, alors que RUSSO signale avoir vu des larves et des imagos de *Læmophleus juniperi* se nourrir entre autres de larves ou de nymphes de *Ruguloscolytus amygdali*. Le même auteur mentionne aussi avoir vu des larves de *Cryptophagus*

dentatus s'attaquer à des larves ou des nymphes de divers Scolytides, alors que les Cryptophagides sont en général considérés comme des commensaux « indifférents » ou détritiphages.

D'autres exemples de contradiction de cet ordre pourraient être cités, qui démontrent sans doute le caractère occasionnel de telles observations. La plupart de ces Coléoptères font sans doute partie plus ou moins normalement des biocénoses de l'habitat subcortical, dans lequel ils trouvent sans doute des conditions favorables. Et même, à l'exception des Clérides, il semble bien qu'ils ne s'y introduisent que lorsque les bois sont déjà parvenus à un état de dégradation assez avancé, c'est-à-dire lorsque la plupart des Scolytes ont déjà quitté la place. C'est une remarque que faisait déjà PERRIS (1877) à propos des Cucujides.

De plus, leur caractère d'extrême rareté en tant que cohabitants de *Ruguloscolytus rugulosus* est encore de nature à restreindre l'importance comme facteurs limitants de la plupart de ces Coléoptères. Pour cette raison déjà, GOIDANICH considère les *Cryptophagus*, *Salpingus*, et *Rhinosisimus* comme ayant une action négligeable. D'après les auteurs ayant travaillé dans les régions méditerranéennes (PICARD, et les auteurs italiens) les Cucujides y seraient largement répandus ; mais, dans la région lyonnaise, c'est à peine si, dans tout le cours de nos investigations, nous en avons trouvé une trentaine en tout en association avec *Ruguloscolytus rugulosus*. Nous n'avons d'ailleurs jamais pu les faire se nourrir *in vitro* aux dépens de larves de ce Scolyte. Il en est de même d'ailleurs des Clérides, qui, dans certains cas, ont pu être considérées comme des facteurs importants de limitation, notamment pour certaines espèces de Scolytides forestiers, au point que leur élevage et leur dissémination ont même été préconisés dans un but pratique. Or, nous n'avons qu'une seule fois trouvé des Clérides dans un verger, à savoir deux imagos seulement de *Thanasimus* (*Pseudosclerops*) *mutillarius*, aux environs de Valence (Drôme) au printemps 1952.

Nous pensons donc qu'il faut considérer comme absolument négligeable, au moins dans le périmètre de nos observations, l'action limitante des Coléoptères prédateurs sur les populations de *Ruguloscolytus rugulosus*.

D. — Acariens.

Les galeries des Scolytides recèlent souvent des Acariens d'espèces variées, sans doute aussi parce qu'elles leur offrent des conditions favorables (cf. par exemple les inventaires de VITZTHUM, 1923 et 1926).

Au cours de nos investigations, nous en avons nous-même trouvé de nombreuses formes, qui n'ont pu être déterminées. Certaines sont libres dans les galeries ; d'autres sont transportées en phorésie, en grand nombre parfois, par les imagos de *Ruguloscolytus*, où elles peuvent être abon-

dantes sur les élytres, généralement à l'extrémité distale, ou à la face inférieure de l'abdomen, ainsi que sur les fémurs. Du point de vue du régime alimentaire, la plupart sont sans doute seulement commensales et plus ou moins détritiphages ; tel paraît être le mode de vie normal des *Rhizoglyphus* et *Thyroglyphus* cependant signalés par Russo comme prédateurs éventuels de *Phleotribus scarabeoides*. De fait nous avons également vu des Acariens, que nous avons rapporté à la famille des *Thyroglyphidae*, s'attaquer à des larves vivantes de *Ruguloscolytus rugulosus*, et les détruire.

Les deux espèces les plus importantes cependant, et dont le mode de vie est normalement parasitaire sont *Pediculoides ventricosus* NEWPORT et *Pediculoides scolyti* OUDEMANS. Très voisines, et autrefois confondues, elles ont été séparées par le dernier auteur en 1934. Selon BALACHOWSKY, la plupart des cas cités sur Scolytides de parasitisme par *P. ventricosus* devraient être rapportés à *scolyti*, et il est intéressant de constater que les deux espèces peuvent se trouver sur cette famille. RUSSO signalait d'ailleurs déjà la présence des deux sur *Phleotribus scarabeoides*. Nous avons trouvé *P. scolyti* sur *Ruguloscolytus rugulosus* pour la première fois à Saint-Genis-Laval dès 1950, et *P. ventricosus* à Chaponost en 1952. La première espèce nous a paru plus répandue que la seconde sur cet hôte.

Pediculoides ventricosus est très bien connu et a été souvent décrit et étudié ; *P. scolyti* n'en diffère que peu. Aussi nous bornerons-nous à un bref rappel morphologique, avant de fournir quelques données biologiques, et d'examiner l'action de ces Acariens comme facteurs limitants du Scolyte.

1^o Description.

Le caractère distinctif spécifique de *Pediculoides scolyti* est, selon OUDEMANS la présence chez la femelle de deux soies cylindriques courtes et robustes, sur la face ventrale du cinquième article de la paire de pattes antérieures ; ces deux soies sont insérées au tiers distal de l'article, en position latéro-externe, l'une plus longue que l'autre. On peut ajouter un autre caractère : la tête de la femelle de *P. scolyti* est sensiblement ovale, alors que celle de la femelle de *P. ventricosus* est franchement arrondie.

La description du mâle ne figure pas dans l'ouvrage original de OUDEMANS : nous en donnons, comme de la femelle, un dessin détaillé qui permettra de juger des différences assez sensibles qu'il présente par rapport au mâle de *P. ventricosus* tel qu'il a été figuré par de nombreux auteurs (HERFS 1926, BRÜCKER 1900, ANDRÉ 1936) et tel que nous l'avons nous-même observé. Les principales différences résident dans la chétotaxie du corps et particulièrement la chétotaxie dorsale : chez le mâle de *P. scolyti*, on ne trouve pas la paire de soies thoraciques assez

longues qui existe chez *P. ventricosus* ; par contre, les soies abdominales sont au nombre de quatre paires (trois seulement chez certains individus) toutes insérées en position très postérieure, et caractéristiques surtout par leur très important développement. Elles sont en effet très fortes et dressées, et jointes aux soies des pattes postérieures, également très développées, elles confèrent au mâle de *P. scolyti* un aspect général encore

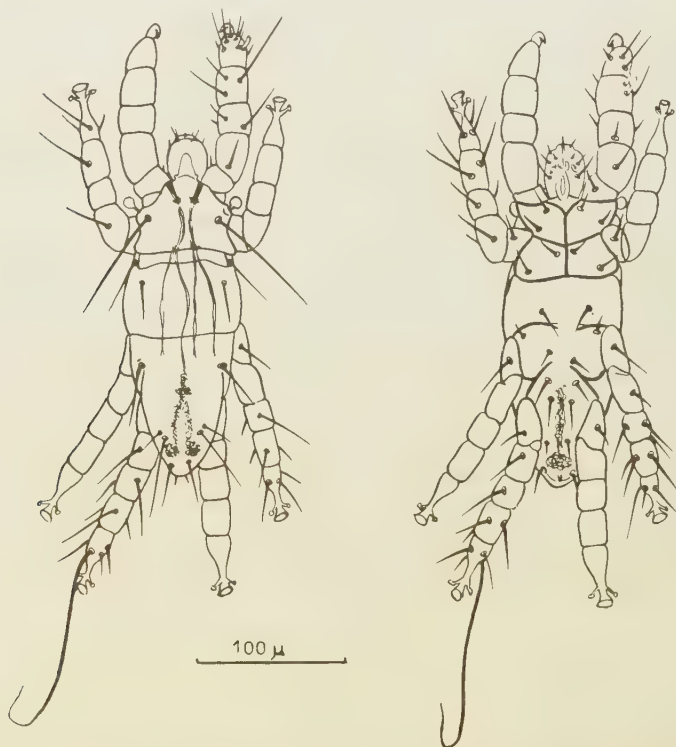


FIG. 13 a. — *Pediculoides scolyti* OUD. Femelle jeune. Face dorsale (à g.) et face ventrale (à dr.).
Pour plus de clarté, la chétotaxie n'est figurée que sur une seule patte de chacune des paires.

beaucoup plus hirsute que celui de son congénère, ce dernier étant par ailleurs de forme moins globuleuse, plus allongée.

2° Cycle évolutif. Données biologiques.

Le cycle de *Pediculoides ventricosus* a déjà été l'objet de nombreuses études (cf. en particulier celle de VOUKASSOVITCH 1939). Celui de *P. scolyti* n'en diffère pour ainsi dire pas.

On peut d'ailleurs très facilement reproduire ce cycle au laboratoire. Nous avons procédé de la façon suivante : on place dans un verre

de montre, quelques larves de Scolyte (ou d'un autre insecte, éventuellement), en présence desquelles on met de jeunes femelles de l'Acarien ; le verre de montre est placé dans une boîte de Pétri garnie au fond d'eau ou d'une solution saline sursaturée, qui a pour double but de conditionner l'hygrométrie, et d'empêcher les Acariens de s'échapper et d'envahir d'autres élevages. L'ensemble de ce dispositif peut être placé à la température que l'on désire.

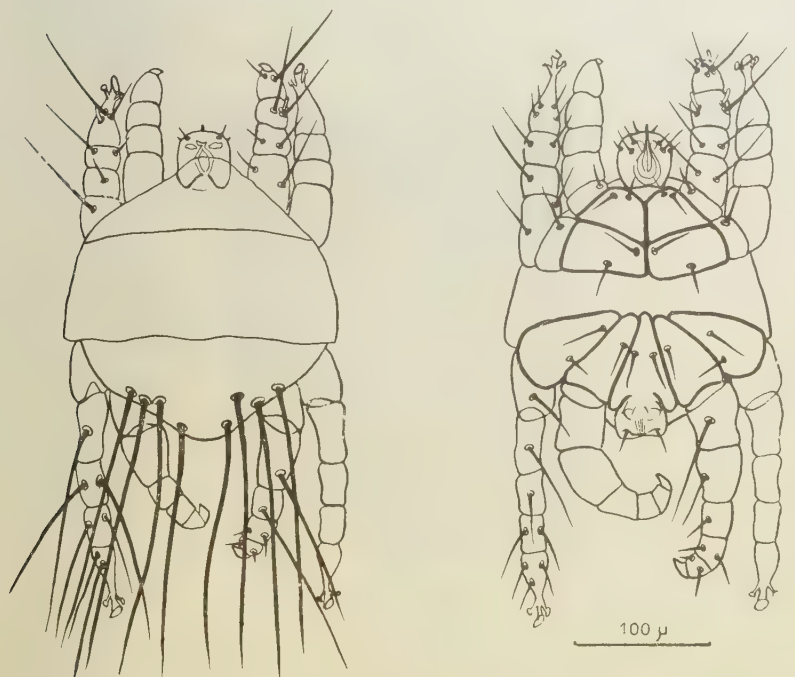


FIG. 13 b. — *Pediculoïdes scolyti* OUD. Mâle. Face dorsale (à g.) et face ventrale (à dr.).

Le cycle de *P. scolyti*, comme celui de *ventricosus* ne comporte ni hexapode, ni nymphe. Les jeunes femelles, placées en présence de leur proie, peuvent immédiatement se fixer sur elles, les paralyser par injection de venin, puis s'en nourrir ; leur abdomen ne tarde pas à se gonfler démesurément, jusqu'à atteindre un diamètre pouvant excéder le millimètre (fig. 14) ; divers auteurs ont donné le qualificatif de « vésiculeuses » ou encore « physogastres » aux femelles ainsi développées. Il est vraisemblable que cette distension de l'abdomen s'accompagne aussi chez *P. scolyti* de modifications anatomiques, comme cela a été mis en lumière par HERFS pour *P. ventricosus*. Au bout d'un temps variable selon les conditions de température (cf. tableau XXV) une nouvelle génération

prend naissance par vivparité : quelques mâles apparaissent en premier lieu qui, se tenant sur l'abdomen dilaté de la femelle-mère, fécondent les jeunes au fur et à mesure qu'elles apparaissent ; ces jeunes femelles sont immédiatement en mesure de s'attaquer à une nouvelle proie, et de recommencer le cycle.

Le phénomène de parthénogénèse arrhénotoque facultative découvert par HERFS chez *P. ventricosus* paraît aussi exister chez *P. scolyti* : à trois reprises différentes en effet, nous avons fortuitement noté, dans les élevages d'Acariens isolés, des femelles qui ne donnaient naissance qu'à des mâles ; la fécondité de ces femelles est cependant sensiblement

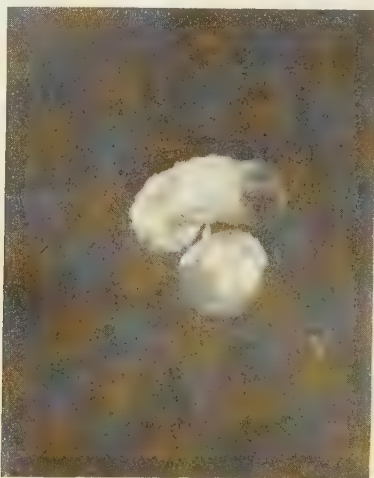


FIG. 14. — Femelle physogastre de *Pediculoides scolyti* sur larve de *Ruguloscolytus rugulosus*.
Élevage. Échelle 10/1 (Cliché D. Schwester).

plus réduite que celle des femelles normales : 20 à 25 mâles seulement furent obtenus de chacune d'elles.

La fécondité de *P. scolyti*, comme celle de *ventricosus* peut en effet être très importante : pour des femelles isolées de *scolyti*, élevées chacune sur une proie distincte (larve de *Ruguloscolytus rugulosus*) nous avons obtenu jusqu'à 220 jeunes par mère, l'éclosion s'échelonnant, à 25° sur une dizaine de jours environ. Mais cette fécondité peut être réduite par de nombreux facteurs : elle peut être nulle en cas de surparasitisme, lorsqu'un nombre important d'Acariens se sont fixés sur une même proie, laquelle est alors insuffisante pour assurer leur développement complet jusqu'à parturition.

Nous avons, selon la méthode ci-dessus décrite, élevé les deux espèces. Pour *Pediculoides scolyti* nous avons obtenu jusqu'à 20 générations consécutives à partir d'une souche, se succédant sans interruption.

Au tableau XXV, nous avons donné les durées observées des cycles évolutifs à diverses températures, pour les deux espèces, concernant toujours des Acariens isolés disposant chacun d'une proie distincte : la durée du cycle est comptée du moment où le parasite est mis en présence de l'hôte (on vérifie dans l'heure qui suit que la fixation est bien chose faite) jusqu'à la naissance des premières jeunes femelles de la génération suivante. On constate que le développement de ces Acariens est très rapide : à 25° par exemple, la durée minima du cycle est environ 5 à 6 fois moindre que

TABLEAU XXV

Durée du développement en fonction de la température de Pediculoides scolyti Oud. et Pediculoides ventricosus sur larves de Ruguloscolytus rugulosus. (H. R. 75 p. 100).

Température	<i>Pediculoides ventricosus</i>		<i>Pediculoides scolyti</i>	
	Durée du développement (jours)	Nombre d'essais	Durée du développement (jours)	Nombre d'essais
15°	26-27	3	32-33	3
18°	—	—	17-18	5
20°	11	6	13	6
25°	7	6	8	6
28°	5	6	—	—
30°	5	5	6	6
32°	—	—	6-7	4
35°	Pour les deux espèces, le développement de la femelle physogastre commence mais est interrompu au bout de quelques jours. La femelle meurt sans donner naissance à des jeunes (respectivement 3 et 4 essais).			

celle de *Ruguloscolytus rugulosus* (fig. 15). Cependant, le développement de *P. scolyti* semblerait légèrement plus lent que celui de *P. ventricosus*.

Il apparaît que ces Acariens ne sont pas en mesure de supporter des températures très élevées : à partir de 35°, nous avons observé chez les femelles un début de développement, et de gonflement de l'abdomen ; mais il est assez vite suspendu, et, dans nos essais, nous n'avons jamais observé, dans ces conditions, la naissance d'une nouvelle génération. VOUKASSOVITCH fait la même observation à la température de 37° pour *Pediculoides ventricosus*.

Les deux espèces paraissent capables d'hiverner dans la nature à tous les stades. Nous avons en effet retrouvé au printemps, dans des bois hébergeant ces parasites, des femelles physogastres de toutes tailles, et des jeunes non encore développées, lesquelles, placées dans des conditions favorables au laboratoire, ont repris leur développement et donné naissance à une nouvelle génération.

Les *Pediculoides* nous sont apparus comme exclusivement carnassiers. Nous avons pu vérifier dans nos élevages qu'ils ne s'attaquaient

qu'aux proies vivantes et qu'ils délaissent les mortes, même si cette mort est récente, ainsi que les larves accidentellement ou intentionnellement lésées. Toutefois les jeunes se fixent assez fréquemment sur des larves déjà tuées par d'autres individus de leur espèce, même au bout d'un assez long délai. Aux températures ordinaires (de l'ordre de 18 à 25° environ) les jeunes femelles périssent rapidement d'inanition, dans les 4 à 5 jours au plus qui suivent leur naissance, si elles ne trouvent pas de proie où se fixer. Toutefois, si les températures sont assez basses, elles peuvent survivre bien davantage.

On sait *Pediculoides ventricosus* extrêmement polyphage. Son congénère semble lui aussi en mesure de s'attaquer à une gamme très variée

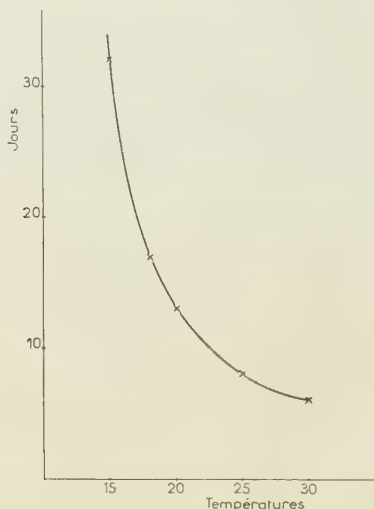


FIG. 15. — Courbe représentative de la durée du développement en fonction de la température (H.R. \pm 75 p. 100) chez *Pediculoides scolytii*.

d'espèces : nous l'avons observé dans la nature non seulement sur *Ruguloscolytus rugulosus* et sur *R. amygdali*, mais aussi sur *Leperesinus fraxini* ; nous avons pu l'élever et obtenir le cycle évolutif complet sur larves de *Anisandrus dispar*, et sur larves de Buprestides et de Cerambycides (non spécifiées) ainsi même que sur des larves et des nymphes (ces dernières extraites de leur puparium) de Diptères tels que *Rhagoletis cerasi* et *Ceratitis capitata* ; par contre, sont restées infructueuses, plusieurs tentatives d'élevages sur chenilles de Lépidoptères : *Laspeyresia pomonella* (Carpocapse des Pommes) et *Trochilium apiforme* (Sésie du Peuplier) cette dernière espèce ayant été choisie en raison du mode de vie xylophage de la larve. Même la simple fixation des jeunes femelles sur des chenilles n'a pu être observée.

Pediculoides ventricosus attaque aussi les larves des Hyménoptères

parasites du Scolyte, et nous avons pu nous en assurer par des élevages ; ceci paraît normal, car la première mention de cet Acarien par NEWPORT le donne comme hôte de *Antophora retusa* et d'un *Monodontomerus*, Chalcidien parasite de celle-ci. Par contre, il semble bien que *Pediculoides scolyti* délaisse ces larves d'Hyménoptères ; nous avons en effet tenté une dizaine d'expériences d'élevage à 20 et 25°, en fournissant comme hôtes à l'Acarien, des larves d'Hyménoptères parasites seules, ou accompagnées de larves de Scolyte. Dans les premières expériences, nous n'avons jamais constaté que les jeunes femelles de *Pediculoides scolyti* se soient fixées sur les larves d'Hyménoptères, bien que des réinfestations successives aient été tentées pour chaque lot ; dans les secondes expériences, on constatait que les Acariens se fixaient seulement sur les larves de *Ruguloscolytus*, accomplissaient leur cycle évolutif, et donnaient naissance à une nouvelle génération, dont les jeunes eux aussi délaissaient les larves d'Hyménoptères qui pouvaient encore rester à leur disposition.

Les deux espèces de *Pediculoides* se livrent au cannibalisme lorsque les pullulations de jeunes sont intenses, et que les proies viennent à manquer : on peut ainsi observer des femelles venant d'éclore s'attaquant aux physogastres déjà existantes, et commencer leur développement à leur dépens ; dans la plupart des cas elles ne complètent pas leur cycle, soit que leur hôte d'occasion ne représente pas une quantité suffisante d'aliment, soit qu'elles se trouvent à leur tour attaquées par d'autres jeunes.

3° Les *Pediculoides* comme facteurs limitants des pullulations de *Ruguloscolytus rugulosus*.

Le régime exclusivement carnassier des *Pediculoides*, ainsi que leur grande fécondité, alliée à une vitesse de développement considérablement plus rapide que celle de *Ruguloscolytus rugulosus* seraient de nature à les faire considérer comme d'importants facteurs de limitation. De fait, dans certains de nos élevages, à la suite d'infestations par ces Acariens, accidentelles ou provoquées, nous avons constaté des taux de multiplication de Scolytes extrêmement faibles, et parfois la destruction totale de la population.

Mais précisément, cette prolificité suscite très rapidement une concurrence intraspécifique très active. Les femelles jeunes ne survivent pas plus de quelques jours à l'inanition, nous l'avons vu ; la pénurie d'aliment provoque le surparasitisme lequel réduit la fécondité ; enfin, au surparasitisme, se superpose le cannibalisme. Or, c'est justement la prolifération très rapide des Acariens qui provoque la pénurie de proies et

toutes ses conséquences, dans le milieu fermé qu'est, à cet égard encore, l'habitat subcortical, et, en dépit des avantages que pourrait présenter ici, pour la conservation de l'espèce, la non-spécificité parasitaire, les pullulations ne tardent pas à décroître rapidement.

Tous ces facteurs jouent d'autant mieux que la migration des jeunes par leurs propres moyens ne peut être qu'à très courte portée. La dispersion de ces Acariens est elle-même aléatoire, car elle est essentiellement le fait d'éléments extérieurs plus ou moins fortuits : TAYLOR (1937) considère comme principaux facteurs de dissémination de *Pediculoides ventricosus*, le vent, les oiseaux, le transport par l'homme, par certains insectes, voire par des chauves-souris, etc. Nous signalerons cependant l'observation d'un cas de transport de *Pediculoides scolyti* par des imagos de *Ruguloscolytus rugulosus* lui-même : les Acariens, au stade de femelles jeunes, étaient fixés, en nombre réduit (5 ou 6 tout au plus par insecte) en phorésie, à la face ventrale des Scolytes, entre les hanches de la paire de pattes antérieure. Mais même ce fait n'a été observé que dans un cas, sur quelques imagos d'une population éclos au laboratoire, et paraît donc, dans une certaine mesure accidentel, vraisemblablement en raison même du dépeuplement souvent total des colonies de Scolytes par le parasite.

Tous ces facteurs concourent en fin de compte à raréfier les *Pediculoides*. On peut en effet constater dans la nature, qu'ils sont loin d'exister dans toutes les stations de Scolyte, et que, pour une même station, l'infestation n'est pas généralisée. On peut même, en un foyer donné, ne pas les retrouver d'une année à l'autre. Ils apparaissent donc comme des facteurs limitants tout à fait occasionnels, et si, à petite échelle, celle d'un échantillon de branche par exemple, ils peuvent jouer un rôle primordial, ils n'ont, considérés à l'échelle plus grande d'un assez large périmètre qu'une importance très réduite.

Il faut enfin signaler que les deux espèces, se portant indistinctement sur les larves de Scolyte parasitées ou non par les Nématodes, détruisent du même coup ces derniers.

E. — Nématodes.

Nous avons précédemment (1954) signalé chez *Ruguloscolytus rugulosus* l'existence d'un Nématode parasite : c'est un cas nouveau de parasitisme par Nématodes sur Scolytides, s'ajoutant aux nombreux cas déjà connus et répertoriés récemment pour les espèces françaises, par J. THÉODORIDÈS (1950). Nous en donnerons ici, sous le nom de *Parasitylenchus dispar rugulosi*, une description anatomique et morphologique. Le cycle évolutif qui a pu être étudié de façon assez détaillée, sera

précisé ; enfin nous examinerons sa valeur comme facteur limitant des populations de *Ruguloscolytus rugulosus* (1).

Une autre espèce, semblant n'avoir avec le Scolyte que des rapports moins étroits et qui n'a d'ailleurs pu être identifiée, sera décrite en fin de paragraphe.

1° *Parasitylenchus dispar rugulosi* sp. n.

a) DESCRIPTION MORPHOLOGIQUE ET ANATOMIQUE. — Cette espèce a été obtenue pour la première fois de Scolytes récoltés à Saint-Genis-Laval en 1950 ; par la suite nous l'avons rencontrée très souvent, dans la plupart des foyers de la région, en particulier à Chaponost, et à Irigny.

La première forme sous laquelle nous l'avons trouvée, vivant en parasite de la cavité générale d'imagos de *Ruguloscolytus rugulosus*. Il s'agissait de Nématodes assez fortement dégradés souvent plus ou moins déformés en « forme de saucisse » selon l'expression des auteurs anglo-saxons (« Sausage-shaped »). Leurs téguments, lâches et perméables laissaient en général deviner par transparence, quelque éléments de l'organisation interne ; leur couleur varie du blanc sale au blanc laiteux, et ils mesurent selon les individus 1 à 3 mm de long, pour une largeur médiane d'environ 0,2 mm. Les examens ultérieurs nous ont indiqué que ces Nématodes étaient des femelles matures dont l'organisation interne (voir fig. 16) comporte à ce stade, essentiellement une gonade impaire, extrêmement développée, et plusieurs fois repliée sur elle-même dans la cavité générale, dont elle occupe la presque totalité ; l'examen microscopique des organes de femelles dilacérées nous a permis de constater qu'en général, l'ovaire proprement dit avait, à ce stade, terminé sa fonction, ce qui fut confirmé par l'examen de préparations colorées en masse par la réaction de Feulgen. La plus grande part de la gonade est formée par un utérus recélant un très grand nombre d'embryons à tous les stades de division et de développement, et des larvules ; un « réceptacle séminal » où des spermatozoïdes sont encore parfois visibles, sépare l'ovaire de l'utérus. L'orifice génital de telles femelles n'est plus apparent, mais l'éclosion des larvules observée au microscope nous a permis de le situer en position subterminale.

On peut encore distinguer les restes d'un tube digestif à peu près complètement dégénéré (à ce stade, ces Nématodes se nourrissent en effet surtout par absorption à travers les téguments) ; la bouche, sans lèvres distinctes, est encore visible elle aussi, mais le stylet dont elle est munie ne l'est que difficilement, sur quelques individus, et sur l'animal vivant seulement.

(1) M. R. Ph. DOLLFUS, Directeur du Laboratoire d'Helminthologie comparée du Muséum, et M. V. NIGON, Professeur à la Faculté des Sciences de Lyon ont bien voulu pour cette partie, m'aider de leurs conseils. Qu'ils veuillent bien trouver ici mes remerciements sincères. Je remercie également M. J. THÉODORIDES pour l'amabilité avec laquelle il mit à ma disposition son abondante documentation.

Ces femelles n'effectuent que peu de mouvements, et très lents.

Ultérieurement, dans la cavité générale de larves que nous savions appartenir à des populations parasitées, nous avons trouvé des formes plus jeunes, moins régressées. Leur organisation interne est sensiblement la

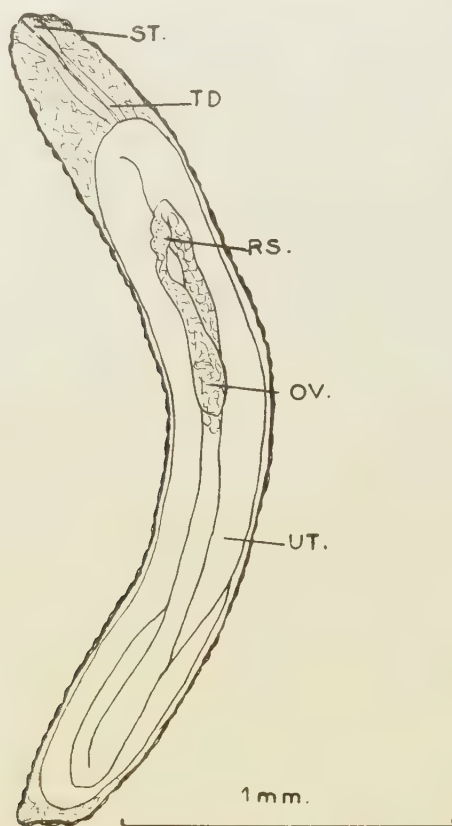


FIG. 16. — Représentation semi-schématique de la femelle gravide de *Parasitylenchus dispar rugulosi* extraite de la cavité générale de l'imago de *Ruguloscolytus rugulosus*. ST. Stylet buccal. — TD. Tube digestif. — OV. Ovaire, — RS. Réceptacle séminal. — UT. Utérus bourré d'embryons et de larvules (quelques-uns seulement sont représentés sur la figure).

même que celles des femelles à fin de développement que nous venons de décrire ; mais elles sont généralement de plus petite taille, moins distendues, et leur ovaire est encore fonctionnel ; les embryons sont moins nombreux, les téguments élastiques et les mouvements plus vifs. Pratiquement d'ailleurs, on trouve, chez les larves de *Ruguloscolytus rugulosus*, tous les intermédiaires en âge, en taille et en développement, entre la larvule et la femelle gravide du Nématode.

Cette femelle est vivipare, et lors de leur éclosion, les larvules mesurent

de 300 à 320 μ de long sur 22 à 25 de largeur médiane (voir fig. 17). Leur tube digestif est en général bourré de globules lipidiques et masque souvent la gonade laquelle, à ce stade n'est encore qu'à l'état d'ébauche. La bouche, ne présentant pas non plus de lèvres distinctes présente cependant deux amphides en son voisinage ; elle est en outre munie d'un stylet, bien visible ici au microscope sur l'individu vivant, et mesurant 7 à 8 μ . Il n'y a pas de pharynx. Les mouvements de ces larvules sont très vifs et l'on peut évaluer leur nombre à au moins 500 par femelle mère.

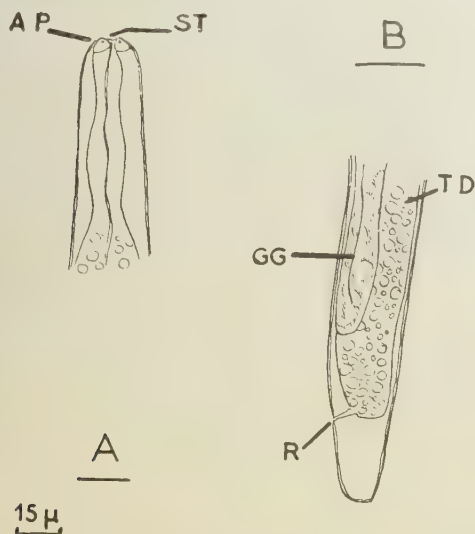


FIG. 17. — Représentation semi-schématique des extrémités antérieure (A) et postérieure (B), de la larvule de *Parasytlenchus dispar rugulosi*, au moment de sa sortie de la femelle-mère, peu avant la migration. Longueur totale de la larvule : 0,3 à 0,5 mm. Largeur maxima 0,02 à 0,03 mm. Largeur au rectum 0,015 mm. Distance du rectum à l'extrémité postérieure 0,02 mm environ. Longueur du stylet 7-8 μ . — AP. Amphides. — ST. Stylet buccal. — TD. Tube digestif. — GG. Glande génitale. — R. Rectum.

Aucun mâle de cette espèce n'a jamais été rencontré, ce qui peut laisser supposer qu'elle serait hermaphrodite.

b) POSITION SYSTÉMATIQUE. — L'anatomie et la morphologie de ce Nématode manquent considérablement de caractéristiques nettes et précises permettant une bonne diagnose. Or, nous avons déjà rencontré un cas analogue lorsque nous avons décrit précédemment (SCHVIES-TER 1950) une forme assez semblable, que nous avons alors rapportée au groupe des *Parasytlenchus dispar* (FUCHS 1915), MICOLETZKY 1922.

FUCHS, de son côté, avait décrit trois formes : *Parasytlenchus dispar chalcographi*, de *Pytiogenes chalcographus*, *P. dispar polygraphi*, de *Polygraphus polygraphus* et *P. dispar pusilli* de *Crypturgus pusillus* (1937-

1938). Ajoutons qu'il faut peut-être aussi en rapprocher la forme décrite par OLDHAM (1930) des Scolytes de l'Orme *Scolytus scolytus* et *S. multistriatus* sous le nom de *Parasitylenchus scolyti*.

Toutes ces formes en effet ne diffèrent entre elles que par des détails qui, du point de vue systématique, peuvent être considérés comme secondaires. Les différences que l'on peut noter portent sur la taille, la forme générale, les replis plus ou moins nombreux sur lui-même du tractus génital. Elles peuvent paraître d'autant moins significatives que, les observations ayant été faites par des auteurs différents, la possibilité existe qu'elles se rapportent à des individus non comparables du point de vue de leur âge, de leur stade de développement. Il faut bien convenir que ces divers Nématodes diffèrent surtout par leurs hôtes.

Par contre, les similitudes, surtout biologiques, sont nombreuses : toutes ces formes, au stade de maturité, montrent une régression anatomique généralisée, au profit du seul appareil reproducteur. Toutes sont vivipares et parasites de la cavité générale de leurs hôtes respectifs. Leur gonade est impaire et elles présentent toutes un stylet ; enfin, chez aucune on n'a trouvé de mâle, ce qui laisse présumer l'hermaphroditisme. Les mâles, en admettant qu'ils existent, permettraient d'ailleurs sans doute une diagnose plus précise.

Néanmoins, pour toutes les raisons données ci-dessus, en accord d'autre part avec la taxonomie adoptée par FUCHS, nous proposons pour ce Nématode, au moins provisoirement en attendant que des éléments nouveaux permettent une détermination éventuellement plus exacte, la dénomination de *Parasitylenchus dispar rugulosi*. ⁽¹⁾

Notons que l'étroite parenté biologique ainsi que les analogies anatomiques de ces diverses formes permettent peut-être de leur étendre l'hypothèse de FUCHS relative aux *Parasitorhabditis* du groupe *obtusa*, à savoir qu'il s'agit peut-être d'une espèce unique, mais qui se serait différenciée en plusieurs troncs au cours de l'évolution, en même temps que se différenciaient les lignées diverses d'hôtes. Mais il n'est pas impossible non plus qu'il s'agisse plus simplement de formes convergentes d'espèces différentes.

c) BIOLOGIE ET CYCLE ÉVOLUTIF. — Diverses observations et quelques expériences d'élevage nous ont permis de reconstituer le cycle évolutif de ce Nématode.

Les Scolytes parasités, parvenus à l'état imaginal, prennent leur essor dans les mêmes conditions que les insectes indemnes, et comme eux, procèdent au forage d'une galerie sur un nouveau végétal ; nous verrons toutefois qu'ils diffèrent des insectes normaux par la forme de

⁽¹⁾ Le présent travail était déjà sous presse lors de la parution d'un important ouvrage de W. RUHM : *Die Nematoden der Ipiden. Parasitologische Schriftenreihe, Heft 6*, 1 vol. 437 p. G. Fischer Iena 1956. La dénomination de ce Nématode serait peut-être à revoir à la lumière de la nouvelle systématique édiflée par cet auteur.

cette galerie. A ce moment, les Nématodes, toujours dans la cavité générale de leur hôte, sont à l'état de grosses femelles gravides, dont le développement est terminé.

Au bout d'un certain temps, variable, dans nos conditions « standard » d'élevage, de quelques jours à trois semaines environ, selon les individus et l'état de développement des Nématodes qu'ils hébergent, on constate une migration massive des larvules hors de l'insecte-hôte, lequel meurt à ce moment. Très généralement cette migration a lieu par la tête de l'insecte, plus spécialement au niveau de ses pièces buccales, à travers les membranes interarticulaires. L'aspect d'ensemble de cette masse de larvules, qui sont alors agglomérées les unes aux autres, est celui d'une sorte de « cordon » blanc nacré, pouvant atteindre 2 à 3 cm de long. Des dissections de Scolytes parasités et placés en élevage, effectuées avant cette migration montrent que les embryons des jeunes Né-

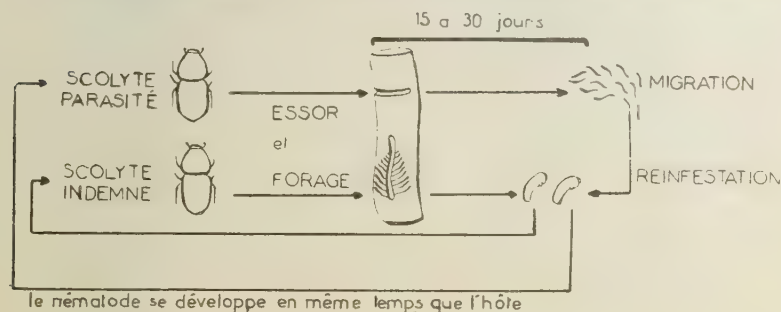


FIG. 18. — Schéma du cycle évolutif de *Parasitylenchus dispar rugulosi*.

matodes poursuivent leur développement dans l'utérus pendant que l'insecte fore sa galerie ; les larvules éclosent et envahissent progressivement toute la cavité de l'hôte dont elles finissent par léser et détruire l'organisation interne, puis, remontant vers la tête, migrent enfin au dehors de la façon ci-dessus décrite ; cette migration coïncide en général avec une mue des larvules, lesquelles mesurent alors jusqu'à 1 et 1,4 mm de long sur 0,03 mm de large ; on retrouve souvent dans le corps de l'insecte, l'enveloppe tégumentaire de la femelle-mère du Nématode.

Dans nos élevages, moyennant certaines conditions (cf. plus loin) le parasite se transmettait très bien d'une génération de Scolyte à la suivante, et nous avons pu obtenir assez facilement deux ou trois générations consécutives d'insectes ainsi parasités. Effectivement, lors de leur migration, les larvules se portent vraisemblablement sur de jeunes larves de Scolyte issues, elles, d'imagos non parasités (voir fig. 18) qui peuvent alors avoir déjà pris naissance. Il est en effet possible de trouver dans la cavité générale de larves de Scolytes, même très jeunes, de pe-

tits Nématodes ne présentant pas de différences avec les larvules telles qu'elles se présentent au moment de la migration, sauf quelquefois, un développement en taille un peu plus important. L'accroissement et le développement en femelles de ces jeunes Nématodes se poursuit ultérieurement, en même temps que la larve de Scolyte qui les héberge désormais poursuit les siens, se nymphose et devient imago. Le cycle recommence ainsi.

Nous avons fait en laboratoire quelques tentatives destinées à vérifier cette partie du cycle, et notamment en vue d'examiner le moment et le processus précis de réinfestation des jeunes larves de Scolyte par celle du parasite. Nous avons pour ce faire placé des larves de Scolytes

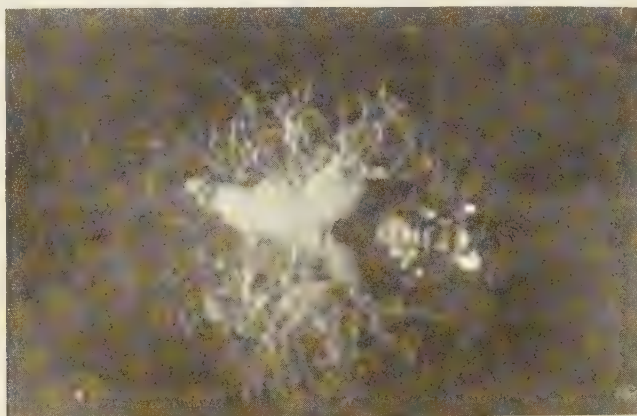


FIG. 19. — Instantané d'une dissection d'imago de *Ruguloscolytus rugulosus* parasité par le Nématode *Parasitylenchus*, au stade où les larvules de ce dernier ont envahi toute la cavité générale de l'hôte. Echelle 20/1. (Cliché D. Schwester).

provenant d'élevages non parasités en compagnie de larvules du Nématode prélevées au moment de la migration, et élevées sur une gélose à la levure, en boîte de Pétri ; nous n'avons jamais pu dans ces conditions (à 18-20°) observer l'infestation, bien que le Nématode puisse sur ce milieu, se maintenir un certain temps, et même, en dépit d'une forte mortalité, y grandir. Donc seul ce point particulier du cycle n'a pu être expérimentalement vérifié. Mais les diverses observations dont nous avons rendu compte démontrent bien que le cycle du Nématode est étroitement lié à celui de son hôte.

d) INFLUENCE DU PARASITE SUR L'HÔTE. — Nous avons déjà dit que les galeries forcées par les insectes parasités différaient nettement des couloirs de ponte normaux creusés par les femelles indemnes. En fait elles ne sont autres que ces couloirs « horizontaux » c'est-à-dire dirigés dans le plan perpendiculaire à l'axe de la branche, dont il a été fait men-

tion dans la première partie de ce travail, et sur lesquels PICARD attirait déjà l'attention.

Bien que très fréquentes, ces galeries n'existent en effet pas sur tous les échantillons attaqués par *Ruguloscolytus rugulosus* : par exemple, dans nos élevages, on ne les trouvait que lorsque ceux-ci avaient été conduits à partir de lots d'insectes parasités. D'autre part, dans ces galeries d'un type particulier, que ce soit sur échantillons d'élevage ou sur échantillons pris dans la nature, on peut souvent retrouver les restes d'un « cordon » de larvules tel que nous l'avons décrit ci-dessus ; ces restes peuvent être plus ou moins desséchés, mais nous avons souvent pu y identifier assez facilement les Nématodes après regonflement à l'acide lactique ou au lactophénol. Enfin, nous avons entrepris plusieurs séries de petits élevages, portant chacun sur un nombre d'insectes réduit ; ils nous ont permis de constater que seuls les insectes parasités (ce qui est vérifié par dissection) entreprenaient le forage de galeries horizontales, alors que les femelles indemnes de Nématodes foraient des couloirs de ponte normaux, dirigés parallèlement à l'axe des branches.

Il y a donc, provoquée par le parasitisme, une aberration du comportement, et, il peut paraître étrange que la signification de ce type de galeries horizontales soit restée méconnue si longtemps. Elles ont en effet été très souvent figurées, et on les rencontre en fait fréquemment dans la nature ; il semblerait donc que ce Nématode soit beaucoup moins rare qu'il n'y paraît, et que c'est seulement faute de dissections nombreuses, systématiquement effectuées, qu'il avait jusqu'à présent échappé aux observateurs.

Cette aberration ne présente toutefois qu'une importance secondaire, si ce n'est que la présence de galeries horizontales permette à l'observateur de reconnaître au premier coup d'œil si la population d'un échantillon donné de bois est ou a été parasitée par ces Nématodes.

Le parasitisme a pour conséquence beaucoup plus importante de provoquer la stérilité totale des individus de *Ruguloscolytus rugulosus* infestés. Cette stérilité parasitaire est d'ailleurs un fait à peu près général noté par de nombreux auteurs dans les cas de parasitisme d'insectes par Nématodes ; nous l'avons nous-même rencontré chez *Anisandrus dispar* (1950). Mais alors que le phénomène peut, selon les espèces-hôtes, selon les parasites, présenter divers degrés, la stérilité est, dans le cas présent, totale, et frappe tous les insectes parasités, à de très rares exceptions près.

C'est ce que démontre en premier lieu l'observation des galeries : ainsi que nous l'avons dit, aucune galerie larvaire ne se branche sur les couloirs horizontaux que nous savons maintenant être l'œuvre d'insectes infestés. D'autre part, la mort de ces derniers survient à une époque où les individus non parasités de leur propre génération sont, dans les mêmes conditions, encore pour la plupart vivants, les femelles étant en cours de

ponte. Dans tout le cours de nos observations, nous n'avons en fait observé que trois galeries horizontales en tout sur lesquelles se branchaient quelques couloirs larvaires.

D'autre part, on constate, chez les insectes parasités des deux sexes, une considérable atrophie des organes génitaux, à condition toutefois que la dissection en soit effectuée avant la désorganisation totale pro-



FIG. 20. — Castration parasite par Nématodes chez *Ruguloscolytus rugulosus*. *En haut* : appareil génital d'une femelle normale quelques jours après l'essor. *En bas* : appareil génital d'une femelle infestée par *Parasitylenchus dispar rugulosi*. Échelle 30 μ l (Cliché D. Schwester).

voquée chez les hôtes par l'éclosion massive des larvules de Nématodes dans leur cavité générale (fig. 20). Chez la femelle, les organes annexes, réceptacle séminal, glandes sébifiques, etc. restent de taille normale ; certaines d'ailleurs se sont accouplées comme le prouve parfois la présence de spermatozoïdes dans le réceptacle ; mais leurs gaines ovariennes sont par contre de taille extrêmement réduite, au point qu'il est souvent difficile de les distinguer à la dissection. Chez le mâle, les organes sont, dans

la plupart des cas réduits à un point tel que, devenus filiformes et très fragiles, il n'est même plus possible de les isoler correctement : les genitalia chitineux qui demeurent par contre sans modifications, restent bien visibles.

Inversement, les femelles chez qui la ponte est observée, ne sont pas parasitées. Sur plus de 1 000 femelles infestées qui furent disséquées, nous n'en avons trouvé qu'une dont les ovaires paraissent normaux ; encore, l'unique Nématode qu'elle hébergeait était-il de très petite taille, non mature, conséquence sans doute d'une infestation tardive.

On peut donc, malgré ces rares exceptions, considérer que la stérilité totale est normalement la conséquence sur *Ruguloscolytus rugulosus* de l'infestation par le Nématode *Parasitylenchus*.

e) CONDITIONS DU PARASITISME. IMPORTANCE DE *Parasitylenchus* COMME FACTEUR LIMITANT. — Nous avons vu que les insectes des deux sexes étaient susceptibles d'être infestés par le Nématode. Étant donné qu'ils sont de ce fait stérilisés, et mis à part leur rôle de retransmission du parasite, les individus parasités sont à considérer, du point de vue de la dynamique des populations, comme des insectes morts.

Le taux d'infestation est assez variable selon les échantillons d'une même génération. Pour certains lots mis à l'éclosion à l'étuve, nous avons procédé à des séries de dissections de plusieurs groupes successifs d'une centaine d'imagos chacun, échelonnées tout au long de la période d'éclosions, au fur et à mesure de celles-ci. Ceci nous a permis de constater que le taux de parasitisme était de même ordre pour chaque groupe d'un même lot, quelle que soit la date d'éclosion. De même, dans la nature, le taux de parasitisme est de même ordre chez les imagos qui sortent et chez les larves encore en place d'un même échantillon. On peut donc considérer comme représentatif du taux réel de parasitisme d'un échantillon donné le taux observé à un moment quelconque sur une fraction quelconque, assez importante en nombre, de la population.

La proportion d'insectes parasités atteint couramment 30 p. 100, et quelquefois davantage, avec en général répartition égale entre les deux sexes. Le rôle limitateur de ce Nématode sur les populations de *Ruguloscolytus rugulosus* apparaît donc *a priori* comme non négligeable. Le parasite est d'autre part très répandu et à peu près constant, dans la région du moins où nos observations ont été faites. Enfin, il est doué d'une grande fécondité : nous avons évalué à au moins 500 le nombre de larvules pouvant être produit par une femelle, et chaque insecte-hôte peut héberger jusqu'à 4 ou 5 de celles-ci, le chiffre le plus courant toutefois étant de 2 ou 3.

Cependant, seule une faible proportion de ces nombreuses larvules arrive à survivre et réinfeste de nouveaux hôtes. On note en particulier une très forte mortalité au moment de la migration, ce dont témoignent

les restes souvent abondants de « cordons » de larves migrantes que nous avons pu retrouver. Il est vraisemblable qu'à ce moment, les jeunes Nématodes doivent trouver assez rapidement un hôte à réinfester, ce qui implique sans doute la nécessité de communications déjà établies entre les systèmes de galeries des familles issues d'insectes non parasités, et les couloirs des Scolytes infestés, et en tout cas l'existence de conditions d'humidité telles que les larvules puissent accomplir un certain parcours.

La sécheresse serait en effet le principal facteur limitant l'extension des Nématodes. THÉODORIDES, citant FUCHS, dit : « Si l'on accroît la température et l'humidité, le développement du Coléoptère serait accéléré, mais non celui des parasites qui disparaissent après quelques générations. Inversement, si l'on abaisse les conditions de vie, les stades de développement du Coléoptère sont ralentis, et ceux des Nématodes, non seulement ne le sont pas, mais peuvent être accélérés, et la conclusion qui en découlerait est que les Coléoptères seraient parasités davantage, dernier point que FUCHS a pu confirmer par un petit nombre d'expériences. »

Il semble en fait que les choses ne se passent pas exactement de cette façon, dans le cas présent d'une espèce dont le cycle évolutif reste étroitement lié à celui de son hôte. D'après les quelques expériences relatées plus loin (tableau XXVI) il semblerait que la température n'intervienne qu'au delà d'une certaine limite, puisque, même à 25°, tempéra-

TABLEAU XXVI

Influence en élevage de l'humidité sur le taux d'infestation de Ruguloscolytus rugulosus par Parasytlenchus.

Température	Conditions d'humidité entretenues dans l'élevage	Insectes parasités p. 100	
		Chez la population mère	Chez la population fille
18-20°	Pulvérisation d'eau journalière, H.R. maintenue constamment à 100 %	17	17 (28 sur 166)
	Pas de pulvérisation pendant toute la durée de l'expérience	17	2 (4/212)
25°	Pulvérisation d'eau journalière, H.R. maintenue constamment à 100 %	26	24 (66/273)
	Pulvérisation d'eau tous les 4-5 jours (conditions « standard » d'élevage)	26	18 (47/254)
—	<i>Idem.</i>	15	14 (31/207)
—	<i>Idem.</i>	50	34 (41/120)
—	Pas de pulvérisation d'eau pendant toute la durée de l'élevage	15	0 (0/186)
—	<i>Idem.</i>	50	0 (0/208)
30°	Pulvérisation d'eau journalière, H.R. maintenue constamment à 100 %	15	0 (0/110)

N.B. — En fin d'élevage, on constate que tous les bois sans exception présentent des galeries aberrantes d'insectes parasités.

ture considérée en général comme assez élevée pour un Nématode, nous avons pu obtenir en élevage des populations de Scolytes parasitées dans une proportion comparable à celle de la population-mère, à condition de veiller à humecter très fréquemment les bois hébergeant les insectes, au moins durant les trois premières semaines de l'élevage, qui correspondent à la période pendant laquelle s'effectuent les migrations. Reste cependant l'intervention de l'humidité.

Nous avons vu les difficultés que présente le conditionnement en humidité relative du milieu subcortical, aussi est-il très délicat de réaliser des expériences rigoureuses ; mais nous pouvons signaler que nous avons constaté la dessiccation assez rapide des larvules lors de la migration dans certains de nos élevages comportant chacun un nombre assez restreint d'insectes, pour faciliter le contrôle, et maintenus constamment, à partir de la mise en présence des Scolytes avec les bois, à 20 ou 25° de température et 90 à 95 p. 100 d'humidité relative. Donc, même une humidité relative élevée ne suffirait pas à assurer bien longtemps la survie des larvules du Nématode. A l'inverse, elles sont capables de se déplacer assez rapidement en milieu très saturé d'humidité, dans l'eau, etc. Nous avons constaté qu'elles étaient capables de survivre jusqu'à 12 ou 15 jours en boîtes de Pétri, sur gélose, à la température de 18°.

En fait, la présence d'eau proprement dite dans le milieu, dans laquelle les jeunes Nématodes puissent en quelque sorte nager, paraît être une condition nécessaire pendant au moins quelque temps pour assurer la réinfestation. Ce serait d'ailleurs semble-t-il une exigence assez générale chez les Nématodes qui, comme la présente espèce, ont à effectuer une migration quelconque au cours de leur cycle, pour cette réinfestation ; c'est ce qui ressortirait de certaines données bibliographiques concernant même d'autres familles : ainsi, les essais d'infestation de larves de *Popilia japonica* par *Neoaplectana glaseri* donnent de 0,3 à 81,5 p. 100 de succès selon la nature et l'humidité des sols (GLASER et FARRELL, 1935) ; de même, COUTURIER (1950) signale que l'infestation des Chrysomélides de l'Osier par les larves d'un *Hexameris* ne peut se réaliser qu'à la faveur de conditions d'humidité particulières provoquées par les pluies, les brouillards, les condensations, etc. « quand l'eau ruisselle de toutes parts sur les plantes ».

La possibilité pour les *Parasitylenchus* de réinfester la nouvelle génération du Scolyte serait donc subordonnée à l'existence, lors de la période de migration des larvules, de conditions climatiques telles que leur dessiccation ne puisse se réaliser trop rapidement ; c'est-à-dire que les bois doivent être, au moins momentanément imprégnés d'humidité, ce que réaliseraient en particulier des précipitations abondantes.

Nous avons pu réaliser un petit nombre d'expériences dont les résultats tendent à confirmer cette hypothèse. Ne pouvant pas conditionner

rigoureusement l'humidité du milieu subcortical, nous avons seulement comparé les résultats obtenus avec divers lots d'insectes élevés dans des conditions identiques, en modifiant la fréquence des pulvérisations d'eau destinées à entretenir l'humidité. Pour chaque expérience, un sondage préalable était fait chez la population-mère en vue d'en déterminer le taux de parasitisme, et de le comparer à celui qui était obtenu chez la population fille. Les résultats sont consignés au tableau XXVI. A 25° par exemple, on voit que la proportion d'insectes parasités obtenus dans ces élevages est sensiblement analogue, et comparable à celle de la population-mère, si l'on maintient des conditions d'humidité suffisantes par des pulvérisations d'eau quotidiennes et abondantes. Lorsque l'on ramène la périodicité de ces apports d'eau à 4 ou 5 jours, le taux de parasitisme obtenu est déjà sensiblement moindre que celui de la population de départ ; enfin, en l'absence d'humidification, il tendrait vers la nullité.

Nous avons d'autre part suivi dans la nature, et pendant plusieurs années consécutives, deux foyers de Scolytes parasités par les Nématodes ; pour chaque génération d'insectes, nous avons déterminé sur plusieurs lots le taux de parasitisme. Les insectes sauf exceptions, étaient à l'état larvaire au moment de cette détermination ; mais nous avons vu plus haut que, quelle que soit l'époque de celle-ci, le taux trouvé était représentatif de celui de l'échantillon considéré.

Pour les divers échantillons d'un même foyer, à la même époque, le pourcentage d'insectes parasités varie dans d'assez larges limites (voir tableau XXVII). Mais on note effectivement que les taux de parasitisme ont été en général très élevés en 1951 et en 1954, années très humides ; pour la première génération 1952 par contre, alors que les populations mères, d'après les sondages précédents, étaient fortement infestées, nous n'avons trouvé aucun insecte porteur de Nématodes dans les échantillons explorés, ce qui semble corrélatif de la très grande sécheresse du début de l'été, période qui correspond sensiblement à celle de la migration des larvules telle qu'elle peut être déterminée d'après les observations de laboratoire sur le cycle. Toutefois, ceci doit être dû en partie aussi aux hasards de l'échantillonnage, et le Nématode n'avait pas entièrement disparu puisque, à la génération suivante, on observait à nouveau des insectes parasités, le Nématode ayant pu sans doute se propager à la faveur des pluies assez abondantes survenues à partir de mi-août ; on remarquera toutefois que la proportion de Scolytes infestés était assez faible et restait nettement inférieure à ce qu'elle était en 1951. La corrélation entre sécheresse de l'été 1952, et absence de Nématodes chez la première génération paraît d'ailleurs bien établie : on pouvait en effet retrouver sur les bois hébergeant ces populations sans parasites, des galeries horizontales attestant la présence d'imagos infestés parmi ceux qui les avaient attaqués. On notera aussi la concordance des

TABLEAU XXVII

*Taux d'infestation de Ruguloscolytus rugulosus
par le Nématode Parasitylenchus.*

1° Sur cerisier CHAPONOST.

Populations examinées	Nombre d'insectes		Insectes parasités p. 100	Observations
	disséqués	parasités		
1 ^{re} génération 1951	118	41	34	32
	72	27	37	
	120	32	26	
2 ^e génération 1951	99	38	38	39
	207	54	26	
	80	60	75	
1 ^{re} génération 1952	152	0	0	0
	122	0	0	
	124	0	0	
2 ^e génération 1952	88	24	35	20
	125	30	26	
	109	17	15	
1 ^{re} génération 1953	114	28	24	25
	141	37	26	
2 ^e génération 1953	137	52	38	48
	137	77	60	
1 ^{re} génération 1954	126	39	31	40
	97	50	51	
2 ^e génération 1954	163	69	42	46
	157	70	44	
	132	70	52	

2° Sur Abricotier. LES BARROLES

1 ^{re} génération 1951	pas de relevés			
2 ^e génération 1951	106	38	36	44
	200	95	47	
	100	48	48	
1 ^{re} génération 1952	112	0	0	0
	157	0	0	
	104	0	0	
2 ^e génération 1952	234	28	12	17
	131	23	17	
	207	51	28	
1 ^{re} génération 1953	101	12	12	21
	251	64	25	
2 ^e génération 1953	150	56	37	39
	112	48	43	
1 ^{re} génération 1954	116	39	34	36
	210	83	39	
	167	54	33	

résultats dans les deux foyers examinés, cependant assez distants l'un de l'autre (5 à 6 km à vol d'oiseau).

Les expériences et les observations se confirmeraient donc les unes les autres, et nous pensons pouvoir admettre avec BODENHEIMER (1923) que dans ce cas « les années, les climats humides accentuent l'action du parasite. Les années, les climats chauds et secs lui sont défavorables ».

2° Autres Nématodes.

En 1953, dans un échantillon de bois parasité par *Ruguloscolytus rugulosus*, nous avons observé un Nématode qui dès l'abord s'est révélé distinct, biologiquement et morphologiquement de l'espèce précédente. Le cycle évolutif ni le rôle exacts n'ont pu en être déterminés ; mais il nous paraît cependant utile de le décrire, ne serait-ce que pour éviter ultérieurement des confusions.

La première observation que nous ayons faite de cette espèce, portait sur des larvules, très nombreuses, groupées en amas, dans les galeries de l'insecte, contre des larves, des nymphes, voire de jeunes imagos non encore éclos de *Ruguloscolytus*. Ces amas de larvules n'étaient pas sans offrir à première vue quelque analogie avec les « cordons » formés par les jeunes larves de *Parasitylenchus* lors de leur migration ; mais plusieurs raisons paraissaient exclure *a priori* la possibilité qu'elles appartenissent effectivement à cette espèce : nous rappellerons avoir trouvé les « cordons » de larvules migrantes de *Parasitylenchus* uniquement au voisinage des imagos dont elles étaient issues, et en général peu après la réinfestation d'un bois nouveau par ces imagos, tandis que l'observation que nous rapportons ici a été faite dans un bois infesté depuis longtemps déjà, puisque les imagos jeunes de Scolyte commençaient à en émerger, et que les amas de larvules ont été trouvés surtout au voisinage de larves ou de nymphes. De plus, la majorité des insectes voisinant avec ces larvules étaient indemnes de parasites internes, dans le cas contraire, il s'agissait toujours de *Parasitylenchus* ; ces derniers étaient alors, par rapport à leur hôte, à un stade de développement normal, bien éloignés par conséquent de leur maturité complète et de la migration des jeunes.

Les observations que nous venons de faire sont à rapprocher de celles de Russo faites, dans des conditions à peu près semblables sur un Nématode trouvé avec *Phloeotribus scarabeoides*, qu'il a identifié à *Parasitylenchus scolyti* OLDHAM, en émettant d'ailleurs des réserves sur la validité de cette détermination, car il n'avait pas retrouvé de femelle. Ces réserves paraissent justifiées, pour autant toutefois qu'on puisse identifier les observations de Russo aux nôtres (les larvules, d'ailleurs peu caractéristiques, paraissent autant qu'on en puisse juger, semblables dans les deux cas) : en effet, nous verrons plus loin que l'espèce ici décrite n'est sans doute pas un parasite, mais plutôt une forme libre.

Nous avons pu retrouver en effet de ces larvules, en nombre plus ou moins élevé (parfois une centaine) dans le réceptacle séminal de jeunes femelles de Scolyte non encore écloses, autour desquelles avaient été observés de ces amas. Mais, elles étaient alors inertes, et contrairement à ce qu'elles font avant leur pénétration, elles ne se déplacent pas activement dans le milieu où elles se trouvent ou dans le liquide de dissection.

Nous pensons qu'il peut s'agir de « Dauerlarven » destinées seulement à disperser l'espèce, et qui reprennent ultérieurement, dans des conditions que nous n'avons pu définir, le cours de leur cycle évolutif. Les ovaires des femelles hébergeant ces larves paraissaient entièrement normaux, sauf si elles se trouvaient également infestées de *Parasitylenchus*. Ultérieurement, nous avons recherché ces Nématodes chez des femelles plus âgées de même origine, mais ayant déjà pris leur essor et commencé leur ponte, soit sur le terrain, soit en élevage : nous avons également trouvé de ces larvules dans leur réceptacle séminal, et avons de plus constaté que le développement de leurs ovaires, non plus que leur ponte ne paraissaient en aucune façon avoir été altérés : la galerie qu'elles foraient était normale. Mais nous avons aussi retrouvé des femelles infestées de *Parasitylenchus* ayant, elles, foré un couloir aberrant, et recelant également des larvules de cette autre espèce dans son réceptacle séminal. Ces observations démontrent bien que les deux espèces (la seconde étant plus rare que le *Parasitylenchus*) peuvent coexister sur le même individu-hôte, mais qu'elles n'ont, selon toute vraisemblance aucun rapport entre elles ; la seconde du reste semble bien n'avoir aucune influence nocive sur le Scolyte.

Ces larvules, avons-nous dit, ne sont pas très caractéristiques : elles mesurent au stade où nous les avons observées, 0,4 à 0,5 mm de long et environ 0,01 mm de large dans la région médiane. Leur anatomie interne se réduisait alors à un tube digestif, muni d'un stylet nettement visible, plus robuste que celui de notre *Parasitylenchus* et renflé à la base.

Dans l'un des amas de larves cependant, nous avons trouvé d'une part, un Nématode de taille nettement plus forte, qui s'est révélé à l'examen microscopique, être une femelle, et d'autre part, de nombreux granules, que nous avons pu avec certitude identifier pour des œufs, grâce précisément à l'observation faite sous le microscope de la ponte d'un œuf par la femelle en question. Ces données indiquaient donc que les larvules étaient issues d'œufs, eux-mêmes pondus par la femelle vivant à l'état libre ; il y avait par conséquent une différence biologique fondamentale par rapport au *Parasitylenchus*.

Les œufs sont assez caractéristiques : ils sont en effet haltérimorphes, et mesurent environ 8 μ de long sur 3 de large (fig. 21). La femelle que nous avons observée, et qui est la seule que nous ayons trouvée, mesurait 1,5 mm de long sur 0,1 mm de largeur médiane. Son tube digestif, paraissant musculeux, ne présentait cependant ni pharynx, ni bulbe : il était muni d'un fort stylet, renflé à la base, d'une longueur de 8 μ . Nous n'avons pas observé de lèvres. Le rectum est terminal. Vers le tiers antérieur, on remarquait, brochant sur le tube digestif, un organe fortement réfringent au microscope. La gonade, alors fonctionnelle, était

impaire, et comportait, outre une zone de multiplication et d'accroissement avec des ovocytes bien développés, un réceptacle séminal, un court utérus où l'œuf paraît ne séjourner que peu de temps. L'orifice du tractus génital est subterminal (fig. 21). Nous n'avons pas rencontré de mâle, malgré les recherches entreprises dans les divers amas de larves.

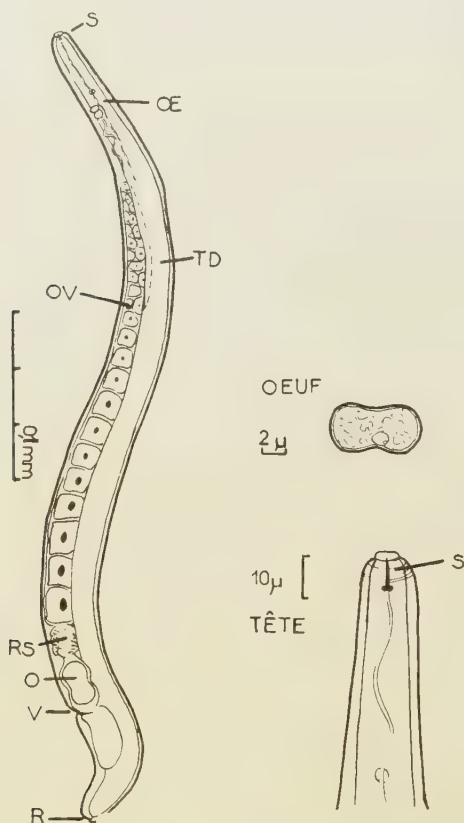


FIG. 21. — Femelle d'une autre espèce de Nématode trouvée dans les galeries de *Ruguloscolytus rugulosus* (voir texte). — S. Stylet. — TD. Tube digestif. — OV. Ovaire. — RS. Réceptacle séminal. — O. Un œuf. — V. Orifice génital. — R. Rectum.

Tous ces caractères séparent nettement cette espèce du *Parasitylenchus* décrit plus haut ; ils ne nous ont pas permis cependant de la déterminer ; on peut pourtant la classer dans la famille des *Tylenchidae*.

Elle ne constitue sans doute pas à proprement parler un ennemi naturel de *Ruguloscolytus rugulosus*. Il est vrai qu'au milieu de certains groupes de larvules nous avons pu observer des débris de larves d'insectes mortes ; mais il est impossible d'affirmer, comme d'ailleurs de démentir

formellement qu'elles l'étaient par suite d'une attaque de la part des Nématodes, car nous avons rencontré aussi bon nombre d'insectes à l'état larvaire, nymphal ou imaginal, ne paraissant pas souffrir de ce voisinage. Il semblerait plutôt s'agir dans ce cas d'une association entre insecte et Nématode définie par VAN ZWALUWENBURG (1938) sous l'expression de « association mécanique interne » dans laquelle l'insecte sert passivement aux Nématodes de transporteur, sans prendre part à leur cycle évolutif, sauf précisément en ce qui concerne la dispersion.

F. — Hyménoptères parasites.

Les Hyménoptères parasites comptent parmi les plus constants des ennemis naturels des Scolytides. Pour *Ruguloscolytus rugulosus*, le catalogue de THOMPSON fait mention de 23 espèces réparties en 17 genres et recensées tant en Europe qu'en Amérique ; il est vraisemblable cependant qu'un certain nombre d'entre elles tombent en synonymie (ainsi les *Ecphylus* et les *Cheirobachys*).

1° Espèces en présence.

Nous avons facilement récolté les Hyménoptères parasites, dans les boîtes servant à faire éclore les Scolytes eux-mêmes. Ils sortent des bois en forant un petit orifice circulaire, au niveau de leur lieu de nymphose. Le calibre de ces trous de sortie est en général plus faible que celui des orifices par lesquels émergent les Scolytes.

De divers échantillons ainsi récoltés dans la région lyonnaise, nous avons obtenu 7 espèces différentes de ces parasites, à savoir :

un Braconide : *Ecphylus eccoptogastris* RATZ.

6 Chalcidiens :

Cheirobachys colon L. (Cleonymide) ;

Entedon leucogramma RATZ. (Eulophide, rapporté par certains auteurs anciens au g. *Elachertus*).

Raphitelus maculatus WALK. (Pteromalide).

Eurytoma ischioxanthos RATZ. = *E. eccoptogastris*, Eurytomide).

Rhopalicus tutela WALK. (Pteromalide).

Eupelmus sp. (1).

Toutes ces espèces sont déjà connues pour être parasites de *Ruguloscolytus rugulosus*, et, à l'exception des deux dernières citées, dont respectivement 3 et 2 exemplaires seulement ont été trouvés, elles étaient assez abondamment représentées dans nos échantillons. Aussi tout ce qui suit ne concerne-t-il que les cinq premières de la liste.

(1) La détermination de ces Hyménoptères est due soit à M. BILLIOTTI, de la Station Centrale de Zoologie Agricole (I.N.R.A.) de Versailles, soit à M. FERRIÈRE du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève. Je remercie également ce dernier pour toutes les indications relatives aux Hyménoptères qu'il a bien voulu me fournir.

Elles sont, pour la plupart, décrites dans les ouvrages originaux, et les auteurs italiens GOIDANICH d'une part, RUSSO de l'autre ont refait de certaines d'entre elles, des descriptions détaillées de tous les stades. Nous nous bornerons à signaler que nous avons, comme beaucoup d'auteurs précédents, noté une grande disparité de taille et parfois de coloration. Cette variabilité, peut-être d'amplitude moindre chez *Entedon leucogramma* que chez les autres espèces, a été à l'origine de la discrimination par certains auteurs anciens de différentes espèces par exemple *Cheirobachys quadrum*, *Ch. intermedium*. Russo a démontré qu'en fait seules interviennent pour les déterminer, les conditions de milieu et particulièrement les conditions de nutrition des divers individus.

La taille de *Cheirobachys colon* par exemple peut varier de 1,5 à 3 mm et il nous est même arrivé de rencontrer des individus plus développés encore, dont en particulier une femelle dépassant 4,5 mm. On note des variations de taille analogues chez *Rhaphitelus maculatus* et chez *Eurytoma ischioxanthos* : les mâles de ce dernier notamment sont souvent très petits. Chez le Braconide *Ecphylyus eccoptogastris*, qui mesure normalement 2,5 à 3 mm on peut trouver des individus dépassant, tanière non comprise, les 4 mm : Russo démontre que là encore, les variations de taille et de coloration sont en fait dues à des conditions de milieu différentes, et que la discrimination d'espèces basée sur ces variations, n'a pas lieu d'être.

2° Cycle évolutif. Rapports avec celui de l'hôte.

On connaît relativement peu de choses sur le cycle évolutif de ces Hyménoptères. RUSSO et GOIDANICH, chacun de son côté, mentionnent quelques dates d'apparition des imagos, mais sans préciser exactement les conditions dans lesquelles ont été effectuées les observations. Les deux auteurs reconnaissent aussi l'influence des conditions climatiques sur le nombre de générations. Mais, Russo en particulier, indique, pour certaines espèces une durée du cycle d'environ 20 à 30 jours, ce qui l'amène par exemple pour *Ecphylyus eccoptogastris* ou pour *Cheirobachys colon*, à donner 4 ou 5 générations dans l'année. Nos conditions climatiques sont assez différentes de celles de la région où Russo a fait ses observations ; il nous semble cependant qu'il s'est laissé surprendre par l'important échelonnement des sorties des imagos, qui rend délicate l'interprétation des données recueillies dans la nature lorsqu'elles sont faites seules sans être recoupées d'autres éléments.

Il convient en effet de noter que les conditions du biotope sont les mêmes pour les parasites que pour les Scolytes. La diversité et la variabilité des conditions microclimatiques peuvent donc avoir là aussi pour conséquence, une très grande variabilité dans la durée des développements

individuels. Il s'ensuit par exemple que chaque année, on peut observer à peu près sans interruption, une activité d'imagos de parasites dans la nature, à partir d'environ mi-juin, jusque tard dans l'arrière saison (15 octobre).

Il est relativement plus aisé d'examiner le cycle évolutif des Hyménoptères sous l'angle de ses rapports avec celui de l'hôte. C'est d'ailleurs aussi le point de vue qui nous intéresse le plus. Nous avons pu reconstituer dans une certaine mesure la biologie de ce groupe de parasites à l'aide de nombreuses observations dans la nature, et sur des éclosions provoquées en laboratoire. Nous avons été amené à distinguer d'une part le cycle des Chalcidiens dans leur ensemble, d'autre part celui de *Ephyllus eccoptogastris*, Braconide, qui est sensiblement différent.

a) CYCLE ÉVOLUTIF DES CHALCIDIENS. — RUSSO et GOIDANICH ont tiré de leurs observations que les cycles des divers Chalcidiens parasites étaient sensiblement parallèles. De notre côté nous avons observé que les mêmes stades des diverses espèces sont rencontrés en même temps. Ainsi par exemple, on observe simultanément, dans la nature, et pour les quatre espèces dont il est question ici : la nymphose des larves hivernantes, puis l'éclosion des imagos, et la ponte ; dans les éclosions provoquées au laboratoire, dans aucun des cas où il s'agit de populations mélangées de deux espèces ou davantage, on n'observe jamais de décalage dans le temps des éclosions de l'une par rapport aux autres, quelles que soient les conditions dans lesquelles aient lieu ces expériences.

Après hibernation, dans la nature, ces Chalcidiens se nymphosent et leurs imagos prennent leur essor ; le début des éclosions est très sensiblement en avance sur celui des sorties des Scolytes : c'est ainsi que la présence de nymphes d'Hyménoptères dans les galeries peut être notée dès le début d'avril, alors que les hôtes sont encore à l'état de larves. Les éclosions des parasites commencent ainsi une quinzaine de jours avant ; au laboratoire, il en est de même et les Hyménoptères commencent toujours leurs éclosions avant le Scolyte (fig. 22).

Les auteurs italiens sus-nommés signalent que *Cheirobachys colon* et *Rhaphitelus maculatus* sont protérandriques. Nous avons constaté le même phénomène, et particulièrement nettement, chez *Entedon leucogramma*.

Les femelles des quatre espèces sont en mesure de pondre dès leur éclosion : la dissection et l'examen des ovaires effectués à ce moment font déjà apparaître des œufs prêts à être déposés. Cependant, dès maintenant, nous noterons que le nombre d'hôtes auxquels peuvent s'attaquer les femelles des parasites, est en fait très réduit : la majeure partie des larves de Scolytes survivantes de l'hiver est en effet dans les logettes nymphales, pratiquement hors d'atteinte des Hyménoptères. L'accouplement et le comportement de ponte ont été étudiés en détail par Russo. Nous rap-

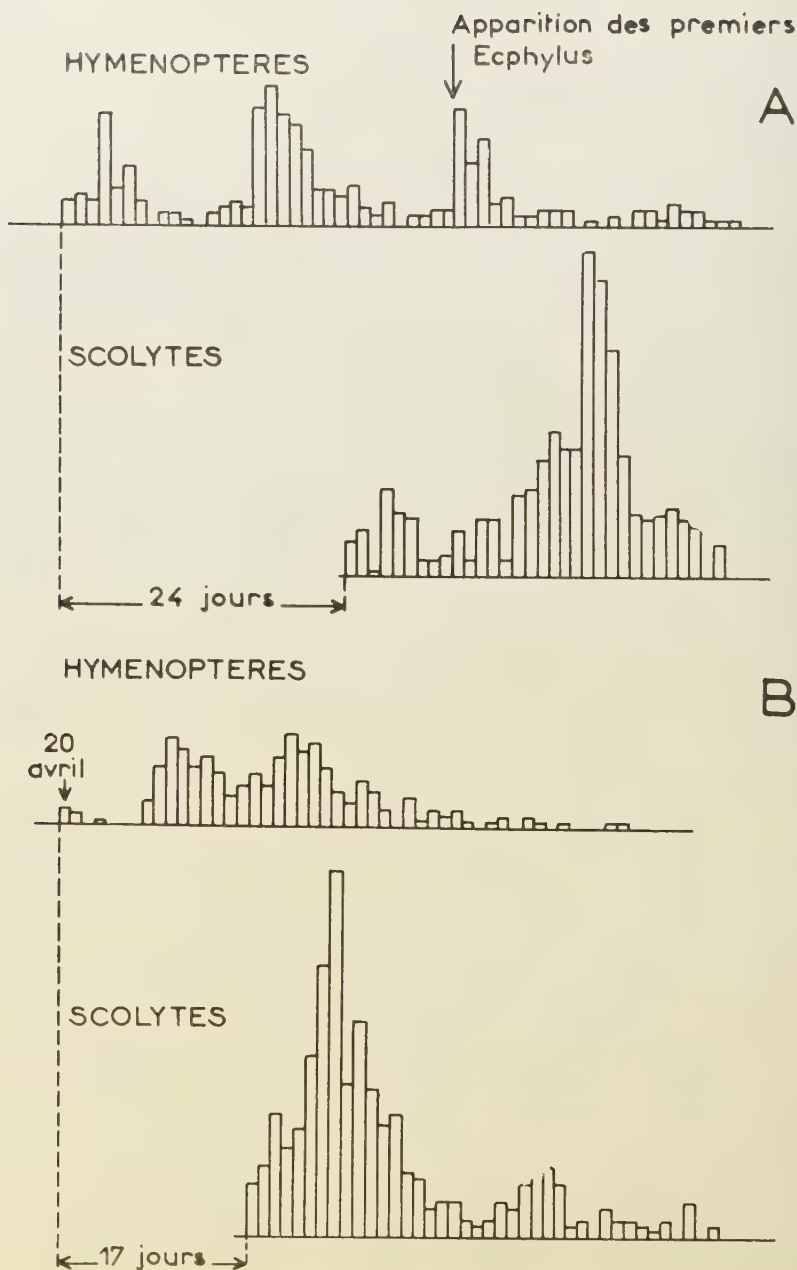


FIG. 22. — Comparaison du rythme des sorties de *Ruguloscolytus rugulosus* et de ses Hyménoptères parasites.

A. — Exemple d'un relevé d'éclosions provoquées au laboratoire (25-26°C) chez une population de Scolyte de deuxième génération prélevée avant hivernage ; 24 jours séparent les sorties des premiers Hyménoptères de la sortie des premiers Scolytes ; les *Ecphyllus* apparaissent plus tardivement.

B. — Exemple d'un relevé d'éclosions dans la nature au printemps. Saint-Genis Laval 1952.

pellérons que les parasites immobilisent la larve hôte et y déposent leur œuf, du moins en ce qui concerne *Rhaphitelus maculatus*, *Cheilropachys colon* et *Eurytoma ischioxanthos* qui sont ectoparasites ; *Entedon leucogramma* est au contraire endoparasite et la larve parasitée peut continuer son développement un certain temps après avoir été infestée, tout en hébergeant son parasite qui se développe à ses dépens.

L'essor des imagos de la génération hivernante que nous dénommerons aussi I P. P. (Insectes parfaits printaniers) se prolonge durant un mois à un mois et demi environ dans la nature et prend fin pratiquement peu avant la fin des éclosions des Scolytes ayant hiverné.

A partir de début ou de mi-juin, on note une importante activité de ponte de la part des Chalcidiens, dans les divers foyers de *Ruguloscolytus rugulosus* qui se sont créés entre temps, et qui comportent alors déjà des larves en nombre suffisant. Nous n'avons cependant pas pu déterminer avec certitude à quelle génération appartenaient ces Hyménoptères : il peut s'agir soit d'insectes issus déjà des I. P. P. les premiers sortis, et qui en dépit des difficultés ont pu trouver à pondre quelque peu sur les Scolytes survivants de l'hivernage, soit de retardataires I. P. P. eux-mêmes ; aucune de ces deux possibilités ne peut être absolument exclue : d'une part en effet, un délai suffisant s'est déjà écoulé depuis l'apparition des premiers I. P. P. pour assurer le développement d'insectes précoces qui en seraient issus, et d'autre part, on peut constater au même moment, ou peu avant, dans certaines situations, que des sorties d'Hyménoptères I. P. P. ont encore lieu. Il nous paraît donc possible que les imagos vus en train de pondre vers mi-juin, constituent déjà un mélange des deux générations, qui se chevauchent dès lors. On conçoit que l'observation ultérieure n'en soit pas facilitée, mais l'étude des rapports des cycles des parasites et de l'hôte qui nous permettra d'apporter quelques précisions.

Ces pontes de juin donnent en effet naissance, à partir de mi-, fin juillet, à de nouveaux imagos. Étant donnée l'observation faite ci-dessus, il s'agit donc soit d'I. P. 1, soit d'I. P. 2 déjà soit d'un mélange des deux générations. Ces Hyménoptères procèdent également à la ponte immédiatement, et se portent sur les larves de Scolytes appartenant à la même génération que les hôtes dont ils sont issus, et souvent sur le même bois. Mais ultérieurement, lorsque la seconde génération de Scolyte a pris naissance, ils s'y attaquent aussi.

Ces attaques sur la deuxième génération de Scolyte donnent naissance vers la fin de septembre, à une nouvelle éclosion de Chalcidiens ; il est donc évident qu'une nouvelle génération (I. P. 2 ou I. P. 3) s'est développée, et que des Hyménoptères appartenant à cette même génération naissent aussi, sans doute plus précocement (à partir de début septembre ?) de la génération de Scolyte précédente. Dans ce dernier

la région lyonnaise soit deux, soit trois générations complètes d'insectes, suivies d'une incomplète. La figure 23 est construite sur la base de deux générations complètes en considérant, pour simplifier et ne pas l'alourdir que seuls des I. P. P. tardifs procèdent aux pontes de juin ; il est en effet peu important pour la détermination des conséquences du parasitisme de savoir exactement à quelle génération appartiennent ces insectes. Il faut surtout noter que le cycle évolutif des parasites est au départ non synchronisé avec celui de l'hôte, et leur utilité réelle, quelle que soit la génération à laquelle ils appartiennent ne commence qu'avec ces premières pontes de juin, sur des Scolytes de la génération nouvelle.

b) CYCLE ÉVOLUTIF DE *Ecphylus eccoptogastris*. — Dans les éclosions provoquées au laboratoire, les essors des imagos d'*Ecphylus* sont toujours très nettement décalées et en retard par rapport à celles des Chalcidiens ; elles ne commencent qu'assez tardivement, alors que les Scolytes eux-mêmes commencent à éclore depuis un certain temps déjà. Corrélativement, elles peuvent se prolonger au delà de la fin des sorties de *Ruguloscolytus rugulosus*. Quelques observations faites dans la nature confirment ces faits.

Ecphylus eccoptogastris est également un paralyseur, parasite ectophage. Son comportement de ponte a fait l'objet d'une étude détaillée de Russo. Les femelles sont également en mesure de pondre dès leur émergence, et nous en avons observé dans la nature déposant leurs œufs vers fin mai début juin ; il s'agissait sans aucun doute d'I. P. P. issus de larves hivernantes ; la date plus tardive de leur apparition les met en mesure de trouver immédiatement des hôtes, les jeunes larves de Scolyte ayant alors commencé à prendre naissance ; ceci n'exclut pas toutefois la possibilité pour ces imagos d'*Ecphylus* de se porter aussi sur des larves pouvant rester de l'hivernage.

Les premiers imagos I. P. 1 issus de ces pontes apparaissent à partir de début-mi-août. Les femelles I. P. 1 se portent soit sur les larves de Scolytes de la même génération, soit ultérieurement sur celles de la génération suivante. On ne note pas avant l'hiver, d'éclosions d'une nouvelle génération d'imagos, et l'hibernation se passe au dernier stade, dans un petit cocon que file la larve.

Nous avons schématisé à la figure 23 également les rapports du cycle de cette espèce avec celui de l'hôte. On note un meilleur synchronisme que dans le cas des Chalcidiens. Cette différence pouvait également apparaître à la lecture des observations de GOLDANICH qui signale n'avoir obtenu qu'une génération d'*Ecphylus* sur l'unique génération de *Ruguloscolytus rugulosus* à Fiume en 1937-38, observant dans le même temps, deux générations de *Cheilopachys colon*. Toutefois ce caractère de meilleur synchronisme ne paraît pas suffisant pour conférer à l'*Ecphylus* une importance plus grande comme facteur limitant que les autres espèces.

3^o Conditions d'activité des Hyménoptères.

a) PROPORTIONS RELATIVES DES DIVERSES ESPÈCES. — Dans plusieurs échantillons nous avons recensé les Hyménoptères parasites éclos, puis nous avons séparé les espèces faisant en même temps la distinction des sexes. Les résultats de ces dénombrements sont données au tableau XXVIII. Il ressort de leur examen qu'il n'est guère possible d'établir un ordre de prépondérance entre les diverses espèces, ni d'assigner à l'une quelconque d'entre elles, une importance plus grande que les autres. En effet, les cinq espèces sont, selon les échantillons, très inégalement représentées, et dans un même foyer, leurs proportions relatives peuvent varier dans l'espace comme dans le temps.

TABLEAU XXVIII

Nombre et répartition par espèces et sexes des Hyménoptères parasites de *Ruguloscolytus rugulosus*.

N ^o	Total	<i>Rh. maculatus</i>		<i>Ch. colon</i>		<i>E. leucogramma</i>		<i>E. ischioxanthos</i>		<i>E. eucopio-gastri</i>	
		♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
1.....	39			4	2	10	21		2		
2.....	78	4	12	4	34	6	12		4		2
3.....	105	21	55	5	6	7	8	2	1		
4.....	293	80	168	8	10	11	7	4	5		
5.....	82			6	22	6	44	2		2	
6.....	108	7	3	16	23	4	3			15	20
7.....	74			6	1	14	13		1	16	23
8.....	111	10	12	23	33	4	6			9	24
9.....	188	5		17	24	78	51	4	6	3	
10.....	389	114	238	10	25			2		1	
11.....	175	8	5	17	19	21	18	18	12	21	36
12.....	240	7		36	54	87	56				
13.....	207			31	34	11	6	17	2	57	68
14.....	210	12	3	26	34	19	33	25	31	7	10
15.....	240	44	42	32	36	26	26	5	1	18	10
16.....	340	5		31	50	89	123	9	8	37	6
17.....	134			12	19	54	43				
18.....	168			27	36	26	58	6	15		
19.....	246	7	6	41	52			17	27	47	59
20.....	299	3	3	18	20	25	21	31	62	67	49
21.....	145	8	14	8	27	3	4	15	44	7	15
22.....	147		4	29	44	24	19		3	20	3
23.....	175	18	12	5	13	26	34	7	7	14	20
24.....	204		3	19	38	12	15	23	40	24	36
25.....	291			40	56	23	21	32	55	21	27
		353	580	477	712	580	643	219	326	388	415

On peut cependant dire que *Cheirobachys colon* et *Entedon leucogramma* se sont montrés les plus fidèles, car ils ont été trouvés à peu près partout, et constamment, bien que dans des proportions très variables par rapport à l'ensemble des Hyménoptères. *Rhaphitelus maculatus* serait beaucoup moins constant, mais, lorsqu'il est représenté il est par-

ticulièrement abondant. *Eurytoma ischioxanthos*, en général assez fidèle, n'existe dans la plupart des cas qu'à quelques exemplaires, mais a été beaucoup plus abondant dans trois échantillons. Cette dernière espèce, avec le Braconide *Ecphylus eccoptogastris* paraît cependant moins abondamment représentée dans l'ensemble.

On ne peut non plus établir valablement un rapport numérique des sexes pour ces espèces. On peut cependant remarquer chez *Rhaphtelus maculatus*, d'après les échantillons n° 4 et 10 où il est le plus abondant qu'il ressortirait à environ 2/1. Pour les autres espèces, on note que l'effectif global des femelles est en général supérieur à celui des mâles, particularité déjà remarquée par différents auteurs ; le rapport des sexes est toutefois très variable selon les échantillons, et dans certains cas même, les mâles sont nettement prédominants ; dans certains autres ils sont presque seuls pour certaines espèces (échantillon n° 12 pour *Eurytoma*, n° 10 pour *Ecphylus*, etc.). La diversité des rapports des sexes ainsi surtout que cette prédominance des mâles, parfois exclusive dans certains échantillons sont peut être redevables à des phénomènes de parthénogenèse arrhénotoque facultative tels que ceux qui ont été mis en évidence par RUSSO pour *Cheirpachys colon* et *Ecphylus eccoptogastris*.

b) SPÉCIFICITÉ. — Tous ces Hyménoptères, comme d'ailleurs la plupart des parasites de Scolytides, ne sont pas spécifiques. Ils parasitent en effet de nombreuses espèces de la famille, et nous citerons en exemple la plupart des représentants du genre *Scolytus*, *Hypoborus ficus*, *Chaetoptelius vestitus*, *Phleotribus scarabeoides*, etc. des forestiers comme les *Myelophilus*, les *Hylesinus*, etc. Ils peuvent même s'attaquer à d'autres xylophages : *Eurytoma ischioxanthos* a été trouvé sur des Curculionides du genre *Pissodes*, *Entedon leucogramma* et *Cheirpachys colon* sur des Cerambycides.

Il convient d'autre part de préciser que toutes ces espèces sont effectivement des parasites de *Ruguloscolytus rugulosus*, et qu'aucune d'entre elles n'a été trouvée vivant en hyperparasite d'un ou de plusieurs autres ; nous avons vérifié le fait en observant le développement de quelques jeunes larves prélevées dans les galeries avec leur hôte ; à condition d'opérer avec précautions pour que le parasite ne tombe pas de la larve-hôte, on peut poursuivre l'élevage *in vitro* jusqu'à l'obtention des imagos d'Hyménoptères, et nous avons effectivement obtenu de la sorte, directement les quatre espèces ectoparasites. Il nous a paru nécessaire d'apporter ces précisions qui ne font d'ailleurs que confirmer les observations de GOIDANICH sur ce sujet : en effet, certains auteurs, tel SIROWSKI (1930) auraient rencontré *Eurytoma ischioxanthos* comme hyperparasite de *Coleoides melanotus* et de *C. bostrychorum* eux-mêmes respectivement de *Leperesinus fraxini* et *Ips typographus*.

c) CONCURRENCE. — Il ne semble pas, du moins dans toute la mesure

où les observations seules permettent de s'en rendre compte, que la multiplicité de ces espèces se traduise par une importante concurrence vitale entre elles.

Nous n'avons en effet jamais trouvé qu'une seule larve d'ectoparasite par larve de Scolyte, ce qui paraît exclure d'une part les possibilités de surparasitisme intraspécifique (immunité spécifique parasitaire) et même d'autre part les possibilités de multiparasitisme.

En ce qui concerne *Entedon leucogramma*, endophage, la grande majorité des larves de Scolyte infestées n'hébergent qu'une seule larve parasite. Sur plus de 200 cas de larves-hôtes trouvées parasitées par cette espèce, à la dissection, nous en avons trouvé seulement 3 contenant deux larves d'*Entedon*.

Mais il n'est pas impossible, étant donné précisément leur mode différent de parasitisme, qu'il y ait une certaine concurrence entre les ectoparasites d'une part et *Entedon leucogramma* de l'autre, et les premiers peuvent vraisemblablement déposer leur œuf sur des larves de Scolyte hébergeant déjà une larve du second. Le fait est difficilement vérifiable, et nous n'avons jamais pu le constater effectivement ; il est également difficile de préciser laquelle des espèces endo ou ectoparasite sort victorieuse de cette compétition, ou si aucune ne survit.

On peut signaler comme autre manifestation de la concurrence interspécifique, le fait que les *Ecphyllus* défendent énergiquement leur petite aire de ponte contre l'intrusion d'autres individus qu'ils soient ou non de leur espèce. Les Chalcidiens au contraire, paraissent cohabiter les uns avec les autres, avec beaucoup plus de tolérance.

d) POSSIBILITÉS D'ATTAQUE. — Nous avons déjà fait allusion à plusieurs reprises à la relative pauvreté en Hyménoptères des branches de forts calibres. Au tableau XXIX nous rapportons pour divers groupes d'échantillons prélevés en même temps sur un même arbre chacun, quelques exemples de taux de parasitisme par Hyménoptères obtenus sur branches de différents diamètres. On ne peut dire qu'il y ait corrélation entre le diamètre et l'intensité du parasitisme, car de nombreux facteurs de variation interviennent d'autre part pour modifier ce dernier. On remarque cependant un abaissement général, dans tous les cas, du taux de parasitisme, sur les branches dépassant un certain diamètre (supérieur à 5 cm).

Nous attribuons ce phénomène à l'épaisseur des écorces : sans qu'il soit possible de la mesurer, elle est évidemment plus forte pour les branches plus âgées. Sur de telles branches, les larves de Scolyte, se tenant toujours à la limite de l'écorce et de l'aubier sont sans doute pour la plupart hors d'atteinte des Hyménoptères, dont la tarière trop courte ne peut traverser les écorces au-delà d'une certaine épaisseur. Chez *Cheirobachys colon*, l'espèce la plus grosse parmi les Chalcidiens, la tarière ne dépasse

pas en effet 0,3 à 0,5 mm de long selon les individus : chez *Ecphyllus eccoptogastri*, où elle est en général à peu près de même longueur que l'abdomen, elle ne dépasse guère 1,5 à 1,8 mm.

C'est pour la même raison sans doute que les larves de Scolyte, une fois encloses dans la logette nymphale, ne sont plus attaquées par les

TABLEAU XXIX

*Influence du diamètre des branches (épaisseur de l'écorce)
sur l'activité des Hyménoptères parasites de Ruguloscolytus rugulosus.*

N°	Nombre de familles	Nombre d'Hyménoptères	Moyenne des parasites par famille	Diamètre (cm) de l'échantillon
A. — Saint-Genis. Prunier 1950				
1.....	19	167	8,8	1
2.....	45	243	5,3	2-3
3.....	54	139	2,6	2-3
4.....	120	21	0,1	5-6
5.....	136	66	0,5	6
B. — Les Barrolles. Abricotier 1950				
6.....	24	156	6,5	1-2
7.....	10	53	5,3	1,5
8.....	26	127	4,9	2-3
9.....	15	47	3,1	1-2
10.....	19	57	3,0	2,5
11.....	9	25	2,8	1
12.....	23	15	0,6	6
13.....	26	11	0,4	5-6
C. — Saint-Genis. Cerisier 1952				
14.....	16	66	4,1	2-3
15.....	24	68	2,8	3-4
16.....	10	28	2,8	1-2
17.....	26	56	2,1	3-4
18.....	20	16	0,8	4-5
19.....	18	11	0,6	5-6
D. — Les Barrolles. Abricotier 1953				
20.....	32	365	11,1	2-3
21.....	50	370	7,2	1,5-2
22.....	47	223	4,9	2,5-3
23.....	45	189	4,4	3,5
24.....	43	31	0,7	6
25.....	45	12	0,2	5-6
E. — Les Barrolles. Abricotier 1954				
26.....	41	155	3,7	3-4
27.....	44	143	3,2	2-3
28.....	54	151	2,8	2-3
29.....	31	27	0,9	5-6
30.....	18	5	0,2	6,5

Hyménoptères, car cette logette est forée dans l'aubier à une profondeur relativement grande. Dans certains cas toutefois, on observe des larves d'Hyménoptères dans les logettes nymphales : il s'agit toujours, et nous avons pu le vérifier aisément par élevage, de larves d'*Entedon* véhiculées jusque là par leur hôte qui continuait son développement après avoir été infesté ; son propre développement terminé, la larve du parasite se libère de la dépouille de celle de l'hôte, en attendant de se nymphoser.

4° Facteurs limitants des Hyménoptères parasites.

Dans l'étude des facteurs limitants des Hyménoptères parasites, on retrouve toutes les difficultés déjà signalées pour celle de l'hôte, et inhérentes au mode de vie subcortical ; elles sont même compliquées dans le cas des Hyménoptères, du fait que leur survie dépend non seulement des divers facteurs du biotope, mais de plus, de la survie de l'hôte lui-même. On peut se demander d'ailleurs si une étude très approfondie, et la résolution de toutes ces difficultés sont réellement justifiées par l'importance réelle des Hyménoptères.

Nous apporterons cependant certaines précisions sur l'influence des facteurs climatiques, sur la mortalité hivernale, enfin sur l'action de la discordance des cycles évolutifs des parasites et du Scolyte.

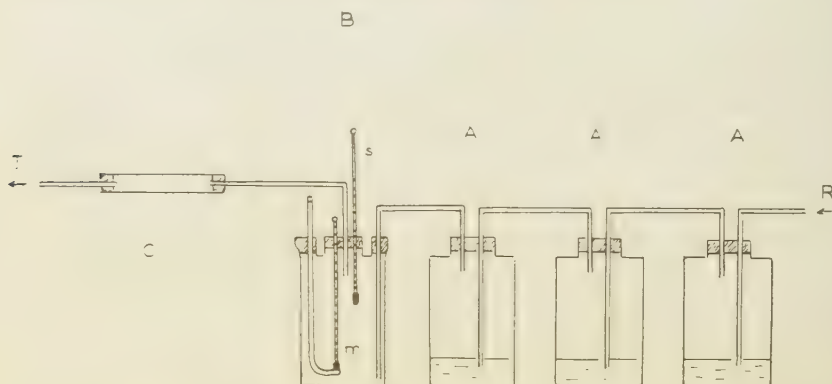


FIG. 24. — Dispositif utilisé pour l'étude de la survie des Hyménoptères parasites. A. Batterie de flacons barboteurs contenant de l'eau ou une solution saline. — B. Flacon de Woolf à triple tubulure, agence en psychromètre. — C. Tube renfermant les insectes. — R. Arrivée de l'air. — T. Vers la trompe à eau. — s. Thermomètre sec. — m. Thermomètre mouillé.

a) QUELQUES ASPECTS DE L'INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES.

— Au tableau XV, nous avons indiqué les taux de parasitisme par Hyménoptères obtenus par dénombrements de populations effectués dans certains foyers pour les années 1951 à 1954.

En 1951, on observait un parasitisme important, tandis que le taux de multiplication de *Ruguloscolytus rugulosus* était très bas ; en 1952, on observait le phénomène inverse, ce qui aurait permis, eu égard aux différences climatiques de ces deux années de conclure à une influence nocive des fortes chaleurs sur ces Hyménoptères, et à une action peut-être favorisante de l'humidité. Nous avons donc tenté quelques expériences en vue de déterminer les conditions de survie chez certains de ces parasites.

Sur imago. — Nous avons étudié la survie d'imagos de *Cheilopa-chys colon* à diverses températures, et dans des conditions d'humidité

relative contrôlées grâce au dispositif schématisé à la figure 24 : il comprend trois flacons barboteurs contenant selon l'humidité désirée, de l'eau ou une solution saline, un tube où seront placés les insectes, et un psychromètre de contrôle agencé dans un flacon de Woolf à triple tubulure. L'ensemble est placé à l'étuve à la température désirée, et l'appel d'air effectué par une trompe à eau dont le tuyau passe par un des orifices d'aération de l'étuve. On peut brancher ainsi sur une même trompe jusqu'à trois batteries de barboteurs à condition d'équilibrer les quantités de liquide.

Vingt femelles de *Cheirpachys colon*, écloses au plus depuis 24 heures, étaient placées par tube. Des expériences préliminaires nous avaient indiqué qu'il n'était pas nécessaire de les nourrir : en effet à l'humidité relative 100 p. 100, on ne notait pratiquement pas de différences entre les insectes inanitiés et ceux ayant à leur disposition de l'eau miellée. Par la suite, aux autres humidités relatives, nous avons par conséquent évité d'apporter un aliment, dont on pouvait penser qu'il était susceptible d'altérer les conditions hygrométriques dans le faible espace réservé aux insectes. La mortalité était relevée trois fois par 24 heures. Les résultats sont donnés au tableau XXX et indiquent une survie relativement longue à 20°, où elle peut durer jusqu'à 10 jours ; elle n'est plus que de 4 à 5 jours à 25°, et à 30°, on note une mortalité presque totale en 24 heures. L'humidité relative semble n'intervenir qu'assez peu.

TABLEAU XXX

*Influence de la température et de l'humidité relative
sur la survie de Cheirpachys colon (lots de 20 femelles).*

Température et humidité	Nombre d'insectes morts au bout de :									
	24 h	36 h	48 h	60 h	72 h	4 j	5 j	6 j	7 j	9 j
20° { 50 — 55 %.					2	8	10	13	16	20
75 — 80 %.						2	5	10	14	20
95 — 100 %.							1	6	12	20
25° { 50 — 55 %.	7	13	17	20						
75 — 80 %.	4	6	9	15	18	20				
95 — 100 %.	2	7	12	15	18	20				
30° { 50 — 55 %.	17	20								
75 — 80 %.	12	15	20							
95 — 100 %.	13	16	20							

Sur larves. — Nous avons tenté de déterminer le point léthal supérieur de larves de dernier stade ayant terminé leur développement. Nous avons utilisé des larves de *Cheirpachys colon* et d'*Eurytoma ischiovanthos*. La méthode utilisée fut celle déjà mise en œuvre pour la détermination du point léthal chez le Scolyte. Nous avons constaté qu'après une exposition de 30 minutes à la température de 45°, ces larves étaient encore

vrantes et qu'elles parvenaient même ultérieurement à se nymphoser. Par contre après une exposition de 30 minutes à 48° la mortalité était totale.

Il apparaissait donc que dans une certaine mesure au moins, les fortes chaleurs pouvaient avoir une influence limitante appréciable sur les Hyménoptères parasites, qu'il s'agisse des températures extérieures sur les imagos ou des températures subcorticales sur les larves. Nos expériences fragmentaires et effectuées seulement sur une ou deux espèces, ne peuvent toutefois pas être extrapolées en toute certitude aux autres ; mais il ne nous a pas été possible de nous procurer en même temps un nombre assez important de larves des différentes espèces pour pouvoir les approfondir. Il convient cependant de noter en ce qui concerne *Euclyptus grammis* que sa survie à l'état larvaire est, entre autres facteurs, subordonnée à celle de la larve de Scolyte qui l'héberge.

En 1954 cependant bien que les températures aient été tout au long de l'année relativement basses, et accompagnées d'une forte humidité, on observait seulement de faibles taux de parasitisme par Hyménoptères. Ceci paraissait en contradiction avec ce qui précède ; deux facteurs cependant peuvent nous aider à expliquer ces phénomènes :

— Les pluies abondantes et répétées du mois d'août et le début septembre, survenant lors d'une période où généralement les imagos de parasites éclosent en nombre important, ont pu avoir pour conséquence d'en détruire une proportion plus ou moins importante sans qu'ils aient pu procéder normalement à la ponte. On peut en trouver confirmation dans le fait que, en 1954, et contrairement à ce qui se passait les autres années, le taux de parasitisme observé en fin de saison sur la première génération de Scolytes était à peine plus élevé que ce qu'il était au début août, indiquant que peu de pontes auraient eu lieu à partir de cette époque (cf. tableau XXXI).

— D'autre part, en fin d'été 1954, nous avons observé de nombreux échantillons de bois ayant donné naissance à un nombre très réduit d'insectes et quelquefois même à aucun, qu'il s'agisse de Scolytes ou de parasites, par suite de l'intervention de mycoses. La même année, dans certains de nos élevages d'Hyménoptères conduits à diverses températures (20, 25 et 30°) et aux humidités relatives de 75 et 100 p. 100, nous avons constaté la destruction par une mycose à *Aspergillus nidulans* A. de la totalité des larves, à la saturation hygrométrique (en tout 80 larves d'*Euclyptus* et de *Chorebus*) sans qu'aucune se fût nymphosée ; les lots maintenus à 75 p. 100 se nymphosèrent pour les 3/4 des larves, et la mortalité des autres ne paraissait pas imputable à un champignon.

Comme dans le cas des Scolytes, il y aurait donc, dans celui des

(²) La détermination de ce champignon est due à M. C. VAGO de la Station Séricicole d'Alès (I. N. R.A.). Je le remercie ici de son amabilité.

Hyménoptères possibilité d'action limitante de deux groupes de facteurs, dépendant de conditions climatiques opposées, et qui par conséquent s'excluent au moins en partie.

b) MORTALITÉ HIVERNALE. — D'après PICARD, comme d'après les auteurs italiens GOIDANICH et RUSSO les Hyménoptères parasites hivernent au dernier stade larvaire. Cependant, comme leurs hôtes, et pour les mêmes raisons, ces parasites voient leurs développements individuels s'échelonner sur un temps très long. Il s'ensuit qu'à l'entrée de l'hiver, tous les stades des diverses espèces peuvent être représentés.

D'autre part, en fin d'hiver, on ne trouve effectivement plus, de vivantes, que des larves de dernier stade, avec parfois des débris de la larve-hôte. Placées dans des conditions convenables, par exemple à 20 ou 25°, ces larves effectuent leur nymphose et donnent naissance à des imagos, dans la proportion de 90 à 95 p. 100. Sur ces observations, on pourrait déjà presque conclure que seules en effet les larves ayant avant l'hivernage, accompli leur croissance complète, survivent. Nous avons procédé à quelques expériences qui confirment ce point.

Au début de l'hiver 1952-53, nous avons pu nous procurer 25 larves incomplètement développées, qui avaient été prélevées dans les galeries, en prenant soin de ne pas les séparer de leur larve-hôte. Leur identification était difficile, mais la plupart étaient des larves d'*Eurytoma* ou de *Cheilropachys* ; 20 furent placées dans des verres de montre, eux-mêmes mis ensuite dans une boîte en bois qui fut laissée au dehors, dans les conditions naturelles à partir du début d'octobre ; les 5 autres, réservées comme témoins furent, toujours avec leur hôte, placées à l'étuve à 25°, poursuivirent leur développement et donnèrent naissance par la suite à 3 *Cheilropachys* et 1 *Eurytoma* ; la cinquième était morte peu avant la nymphose. Les larves mises au dehors ne furent examinées que le 20 janvier suivant, c'est-à-dire assez tard, mais avant la venue des grands froids de la première quinzaine de février : on constatait qu'elles étaient toutes mortes ; certaines s'étaient détachées de leur hôte, d'autres ne formaient plus avec lui qu'un petit amas plus ou moins décomposé dont on ne pouvait plus les distinguer. Reprise en 1953-54 avec 30 larves, vraisemblablement de *Cheilropachys* et d'*Ecphyllus*, une expérience identique a donné des résultats analogues. D'un lot témoin de 10 larves, on obtint 7 éclosions (2 *Ecphyllus* et 5 *Cheilropachys*) alors que la mortalité complète des larves placées dans la nature, à la date du 20 octobre, pouvait être constatée dès le premier examen, le 22 novembre suivant.

Pour les Hyménoptères parasites, les conséquences de ces faits sont de même ordre que pour *Ruguloscolytus rugulosus* et la mortalité hivernale est d'autant plus importante que la proportion de larves ayant pu terminer leur développement avant l'hiver est plus réduite. De fait, on peut voir que le taux de parasitisme global obtenu de populations mises

à l'éclosion, est très généralement moindre chez les populations ayant hiverné dans la nature que chez celles mises à éclore avant l'hivernation (tableau XVIII). Il est pourtant hasardeux de donner une indication sur l'importance de cette mortalité hivernale, qui est essentiellement variable selon les années et selon les échantillons. Une évaluation précise n'est guère possible, car nécessitant l'exploration du milieu subcortical avant l'hiver, elle implique la destruction de l'échantillon.

c) DISCORDANCE DES CYCLES. — C'est semble-t-il le principal facteur : il limite à la fois les pullulations des Hyménoptères parasites, et la portée réelle de leur action limitante sur le Scolyte. Ceci au moins pour les Chalcidiens qui sont en fait la grande majorité.

Ils commencent en effet très tôt leur essor, avant celui des hôtes. Les femelles ne trouvent alors que très peu d'hôtes possibles puisque la grande majorité des larves de Scolyte survivantes sont hors de leur atteinte, à l'abri dans leurs logettes nymphales. Les Hyménoptères doivent donc alors rechercher soit d'autres espèces, soit encore des survivants de *Ruguloscolytus* plus jeunes, et nous avons vu que ces derniers sont en petit nombre. Il est vraisemblable que la plupart de ces imagos de parasites périssent sans avoir pu procéder à une ponte normale.

TABLEAU XXXI

Comparaison des taux de parasitisme par Hyménoptères observés sur Ruguloscolytus rugulosus.

1. — Sur la génération hivernante, après hivernage.
2. — Sur la première génération au cours de l'été (observations de début d'août).
3. — Sur la première génération en fin de saison (observations de début octobre).

Années		Observations faites à :			
		Chaponost (cerisier)	Les Barrolles (abricotier)	Irigny (abricotier)	Saint-Genis (prunier)
1951	2	6,3	5,1		
	3	10,8	9,7		
1952	1	5,0	3,6		2,9
	2	1,2	2,2		0,9
	3	5,2	5,3		4,8
1953	1	2,4	2,8	3,1	3,2
	2	2,5	3,8	3,2	2,8
	3	7,6	6,6	7,4	6,7
1954	1	4,0	3,9		
	2	2,9	2,0		
	3	3,5	3,2		

La conséquence en est qu'à la génération suivante, la population de parasites reste faible, car elle est réduite aux descendants de ceux qui ont pu porter sur les Scolytes issus des hivernants : en fait, la proportion d'imagos issus par famille de Scolyte ne fait guère que se maintenir par rapport à ce qu'elle était sur la génération hivernante ; c'est ce que l'on constate en effet si l'on fait éclore les Hyménoptères avant qu'ils n'aient

commencé leur essor dans la nature et procédé à une nouvelle ponte ; c'est-à-dire vers début août ; on constate même parfois une certaine baisse du nombre moyen d'imagos issus par famille (cf. tableau XXXI).

Par la suite, à la génération suivante, la pullulation des parasites augmente, car les hôtes sont en nombre suffisant dès l'apparition des imagos. Ceci se traduit par le fait que les valeurs du taux de parasitisme sur la première génération, examinées en fin de saison, sont régulièrement supérieures aux valeurs constatées en août ; il s'y ajoute les parasites qui se sont portés sur la deuxième génération du Scolyte.

Mais l'hiver survenant, amène la mort des imagos encore existants dont une bonne part n'a pas terminé la ponte, ainsi que celle des larves non parvenues à fin de croissance. Les populations d'Hyménoptères se trouvent ainsi au printemps suivant ramenées à un niveau plus bas.

On notera enfin que, du strict point de vue de l'utilité économique des Hyménoptères comme facteurs limitants, leur action se restreint en ce qu'elle s'exerce à certaines périodes sur des fractions de la population de Scolytes sans importance, car destinées de toutes façons à périr, et n'intervenant pas de ce fait dans la dynamique des populations à venir. Ce sont notamment les parasites qui, au printemps, s'attaquent faute d'autres hôtes, aux larves jeunes pouvant avoir survécu à l'hiver, et surtout ceux qui, en fin de saison viennent à parasiter des larves d'âge tel qu'elles ne sauraient parfaire leur développement et atteindre le stade hivernant et qui sont donc de toutes façons promises à la destruction.

5° Discussion : Importance des Hyménoptères parasites comme facteurs limitants de *Ruguloscolytus rugulosus*.

Nos analyses de populations (tableau XV et XVIII) montrent assez nettement que, par rapport au potentiel de fécondité, le taux de parasitisme par Hyménoptères n'est généralement pas très élevé, et qu'il ne peut, dans ces cas, être considéré comme un facteur limitant primordial.

Nous venons de passer en revue certains facteurs susceptibles de limiter l'extension des Hyménoptères et l'importance réelle de leur activité. Nous rappellerons ici les observations faites précédemment quant à l'indépendance apparente l'un par rapport à l'autre, du taux de parasitisme et du taux de multiplication du Scolyte. Elles donneraient à penser que même en l'absence d'Hyménoptères parasites, le taux de multiplication de *Ruguloscolytus rugulosus* demeurerait à peu près semblable à ce qu'il est lorsqu'ils interviennent.

Les divers facteurs limitants font que l'intervention des Hyménoptères n'apparaît pas comme progressive, mais au contraire, qu'elle reste à peu près constante, d'où son peu d'efficacité, malgré le nombre d'espèces en présence et le fait qu'elles semblent ne se faire que peu de con-

currence. Cette inefficacité pratique est due surtout au manque de spécificité (peut-être compensée ici par le fait que, dans la plupart des cas les autres hôtes possibles à proximité des foyers de Scolyte sont peu nombreux) et aux conséquences déjà énumérées de la discordance des cycles évolutifs de l'hôte et des parasites, qui compensent largement l'avantage que pourrait présenter le fait que ces derniers ont un développement plus rapide que l'hôte.

Du reste, on ne connaît pas d'exemple où des pullulations de Scolytides aient été enrayerées par l'intervention de leurs parasites Hyménoptères. On signale au contraire, par exemple en 1947 et 1948, de graves infestations de *Ruguloscolytus rugulosus* dans le nord de l'état de Washington (États-Unis) « malgré l'abondance de *Cheirobachys colon* » (ANTON 1949). On sait aussi que des introductions effectuées en 1915-16 au Chili de *Cheirobachys colon* et de *Rhaphitelus maculatus* n'ont pas eu d'effet notable sur les pullulations de la même espèce, bien que les parasites se soient maintenus dans ce pays et qu'ils aient pu y être retrouvés en assez grande abondance (GRAF MARIN et CORTES PENA 1940). Enfin, pour *Ips sexdentatus* et *Ips cembrae* SCHIMITSCHECK note également que l'on en peut espérer de la part des divers parasites, une action limitatrice suffisante pour enrayer les pullulations massives.

G. — Interactions des ennemis naturels de *Ruguloscolytus rugulosus*.

La multiplicité des ennemis naturels de *Ruguloscolytus rugulosus* ne va pas sans susciter entre les divers groupes une certaine concurrence vitale ; ce phénomène est encore de nature à diminuer l'importance à leur attribuer. L'ensemble constitue un complexe biologique gravitant autour du Scolyte, et plus particulièrement de sa larve, dans son milieu subcortical, et dont les divers éléments ont avec elle des rapports plus ou moins étroits. Les groupes présentant les rapports les plus lâches sont sans doute les Oiseaux et les Coléoptères alors que le maximum d'adaptation à l'hôte s'observe chez le Nématode *Parasitylenchus*.

Nous avons représenté schématiquement l'ensemble de ces interactions à la figure 25. L'activité destructrice éventuelle d'un groupe sur un autre est représentée par une flèche dont la pointe est dirigée vers le groupe détruit. Les flèches en trait tireté représentent soit l'activité d'un groupe par lui-même peu important en nombre ou dont les manifestations sont peu fréquentes, soit encore une activité plus ou moins hypothétique de certains groupes.

On constate qu'une seule des diverses catégories est susceptible, directement ou indirectement de détruire, en même temps que les larves du Scolyte, une certaine part d'individus appartenant aux autres groupes : il s'agit des Oiseaux, et en classant de la sorte, pour ainsi dire hiérar-

chiquement les divers groupes selon leurs possibilités limitatrices sur un nombre plus ou moins grand d'autres, on aurait la liste suivante :

Les Oiseaux.

Les Acariens, avec, dans l'ordre :

Pediculoides ventricosus ;

Pediculoides scolyti.

Les autres espèces, prédateurs éventuels.

Les Coléoptères prédateurs (larves ou imagos).

Les Hyménoptères parasites.

Le Nématode *Parasitylenchus*.

Tout se passe comme si chacun de ces groupes pouvait se comporter comme hyperparasite (ou « hyperprédateur ») de tous ceux qui le sui-

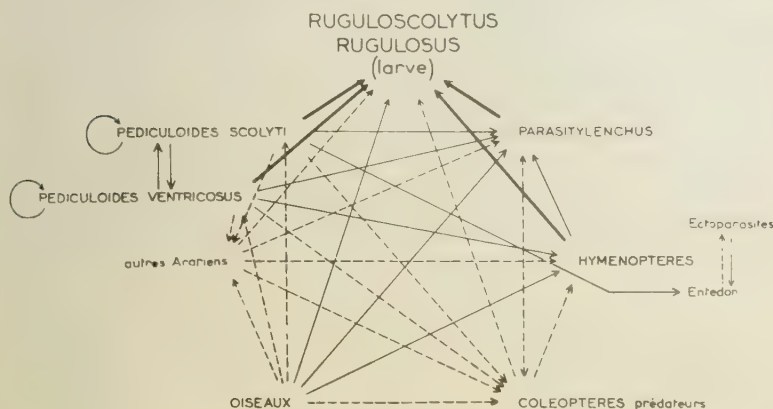


FIG. 25. — Schéma des interactions entre les divers groupes d'ennemis naturels de *Ruguloscolytus rugulosus*.

vent dans le classement ci-dessus. Nous savons cependant que cette liste ne correspond à aucun ordre d'importance réel : l'activité des Oiseaux est d'une part limitée à certains foyers, d'autre part seulement saisonnière ; nous avons déjà parlé aussi de l'extrême rareté des Coléoptères ; quant aux Acariens, nous avons vu qu'ils sont loin d'être constants. A côté des Hyménoptères et des Nématodes, parasites à peu près fidèles, les *Pediculoides* méritent cependant mention, étant donné le caractère particulièrement destructeur que peuvent prendre leurs invasions.

P. scolyti respecte les larves des Hyménoptères, mais doit cependant détruire les larves de Scolyte endoparasitées par *Entedon leucogramma* ; mais cette éventualité reste difficile à vérifier. Il détruit de même les larves infestées par le Nématode. *P. ventricosus* détruit indistinctement des larves du Scolyte et celles des Hyménoptères. En dépit de ces faits les Acariens pourraient constituer un facteur limitant de première impor-

tance par leurs caractéristiques biologiques, si précisément elles ne provoquent pas finalement leur auto-destruction (ce que nous avons figuré au schéma par une flèche se retournant contre eux-mêmes). Si leur dispersion n'était pas si aléatoire, leur multiplication catastrophique pour le Scolyte lors qu'elle est considérée à l'échelle petite d'un échantillon de branche par exemple, le deviendrait rapidement à l'échelle supérieure de l'habitat-verger, au point que leur action sur les Hyménoptères ou les Nématodes deviendrait sans conséquences.

L'activité des Hyménoptères, comme nous l'avons vu n'est jamais que limitée à une assez faible fraction du potentiel reproductif du Scolyte. Si l'on calcule le taux de parasitisme apparent selon le rapport :

$$\frac{\text{Nombre d'Hyménoptères}}{\text{Nombre d'Hyménoptères} + \text{Nombre de Scolytes survivants}}$$

... leur action peut paraître d'autant plus importante que les autres facteurs limitants ont été de leur côté plus actifs, mais dans la plupart des cas, il ne s'agit que d'une apparence due à l'abaissement de la proportion de Scolytes survivants par l'effet de ces autres facteurs, et non pas d'une augmentation du taux de parasitisme par Hyménoptères.

Il faut noter d'autre part, et nous reviendrons sur ce point, qu'ils détruisent indistinctement les larves parasitées ou non par les Nématodes. De ce fait, l'action des deux groupes ne se totalise pas purement et simplement.

Les Nématodes enfin, strictement inféodés comme ils le sont à leurs hôtes, subissent comme ceux-ci l'influence de tous les autres facteurs de mortalité, en particulier de tous les autres groupes d'ennemis naturels. Ceci concourt également à ramener à un niveau assez faible leur action limitante réelle.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Bien que notre analyse n'ait pu être poussée au-delà de certaines limites, nous nous proposerions de rechercher l'importance relative des principaux groupes de facteurs les uns par rapport aux autres, et d'étudier globalement le mécanisme de régulation des populations.

On a beaucoup écrit sur l'importance relative des différents facteurs ou groupes de facteurs comme agents de limitation naturelle ou de fluctuation des populations animales, d'insectes en particulier. Divers spécialistes se sont parfois heurtés, entre eux ou à des tiers, pour avoir voulu, les uns accorder une importance exclusive aux facteurs physiques (climatiques), les autres, aux facteurs biotiques et parasitaires.

Nous n'entrerons pas ici dans le détail des arguments avancés ou des exemples cités de part et d'autre. Nous pensons en fait, avec NEGRYSE que la réponse à la question : « Quelle est la cause des pullulations

massives d'insectes » ? réside vraisemblablement dans « une combinaison de relations causales, différente pour chaque espèce ».

On note d'ailleurs une tendance générale vers une conception en quelque sorte plus globale, plus panoramique de la question (voir GLEN 1954, SCHWERTFEGER 1941). Le terme « Ecosystème » forgé par TANSLEY exprime bien l'idée d'une communauté naturelle formée par un complexe de systèmes physiques et biologiques plus petits, interréagissant entre eux ; c'est ce tissu d'interrelations, et non un facteur individuellement qui contrôle les populations.

Est-ce à dire qu'il n'est pas possible de déterminer, chez un ou plusieurs facteurs, une influence prépondérante par rapport aux autres ? Nous ne le pensons pas, mais il est nécessaire alors de procéder, pendant un temps assez long, plusieurs années par exemple, à des analyses aussi détaillées que possible de populations naturelles. Il convient d'ailleurs d'ajouter que les conclusions relatives à une espèce donnée en un endroit donné, peuvent n'être pas obligatoirement valables pour la même espèce, en un autre point.

Mais, avant de poursuivre, nous devons faire encore une remarque.

On pourrait grouper en deux catégories distinctes, les divers facteurs de « résistance du milieu » qui s'opposent au développement des pullulations de Scolytes, selon la phase de la vie de l'insecte sur laquelle ils exercent leur action. Certains de ces facteurs peuvent d'ailleurs appartenir, pour les deux phases, au même groupe, mais exercent leur action de manière différente. Nous avons donc :

a) D'une part, ceux qui interviennent lorsque l'insecte se trouve dans le milieu subcortical proprement dit, ce que nous désignerons par les termes de « phase xylobie » de son cycle.

b) D'autre part, ceux qui agissent sur l'insecte lorsqu'il se trouve à l'extérieur, à l'état imaginal, et jusqu'au moment où il commence le forage d'une galerie nouvelle. On peut appeler « aérienne » cette phase du cycle du Scolyte ; elle est sans doute très brève par rapport à la précédente, mais les facteurs limitants les plus divers doivent y jouer un rôle non négligeable.

Ces deux phases correspondent à deux « formes de vie » différentes de l'espèce, et en même temps à deux « échelons » écologiques différents, dont l'un est en quelque sorte subordonné à l'autre. En effet, les facteurs intervenant en phase xylobie ressortent d'un système assez élémentaire, dont le tronçon de branche examiné constitue pour ainsi dire l'unité primaire d'habitat ou unité élémentaire de biotope (Homologue par exemple de l'unité constituée par Le nid de la Chenille Processionnaire du Chêne, BILLIOTTI 1952). Au-dessus de cette unité élémentaire, et englobant les autres unités de même ordre nous avons un système supérieur, dont l'unité d'habitat pourrait être constituée par exemple par

un verger donné, unité dénommée ici « habitat global » et dont ressortent les facteurs agissant en phase aérienne. Les facteurs agissant aux deux échelons interfèrent les uns avec les autres comme interfèrent les deux systèmes ainsi que nous le représentons par un schéma simplifié à la figure 26.

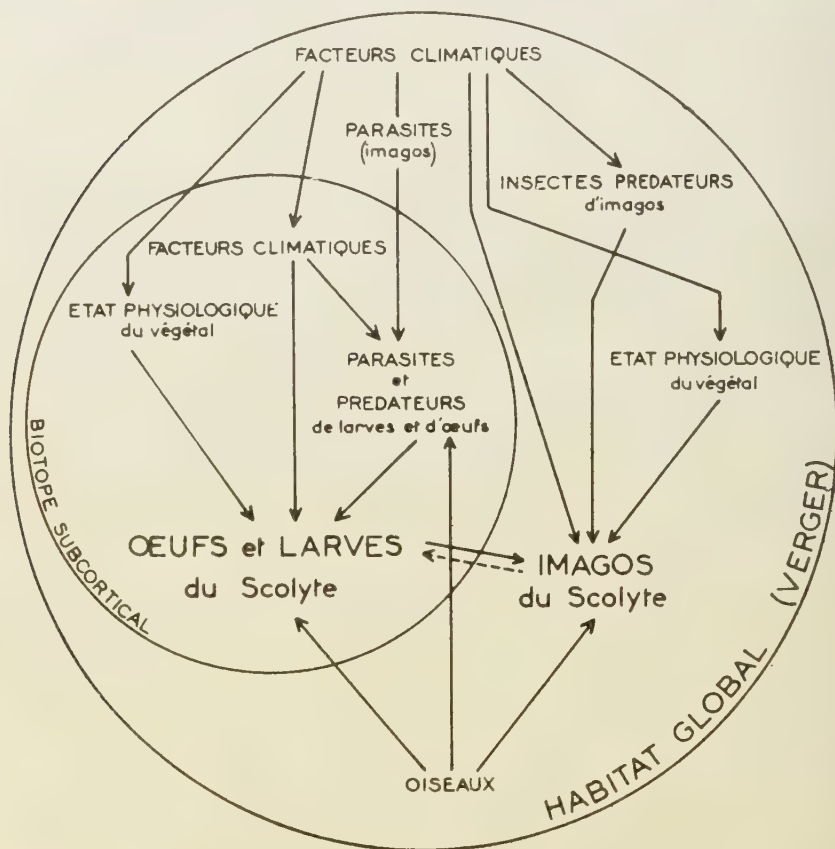


FIG. 26. — Schéma général simplifié des interactions entre les facteurs du milieu subcortical et les facteurs de l'habitat global.

Il convient d'ailleurs de noter que notre « unité élémentaire » est de très petit ordre et que l'on pourrait envisager, dans le cadre même de l'Ecosystème proprement dit (constitué par exemple par une aire de culture déterminée) une hiérarchisation plus poussée : Branche-Arbre-Verger par exemple.

Or la plupart des facteurs que nous avons étudiés appartiennent au premier groupe et ressortent du système le plus élémentaire. Malgré les difficultés inhérentes au mode de vie subcortical de l'insecte, nous avons

vu qu'il était tout de même possible d'obtenir des données susceptibles au moins d'être comparées entre elles. Cela apparaît comme beaucoup plus délicat pour les facteurs du second groupe : par exemple, la seule appréciation globale, sans analyse quant au détail des mécanismes et des causes, de la mortalité en phase aérienne (c'est-à-dire l'appréciation de la différence entre le nombre d'imagos éclos et le nombre d'imagos procédant effectivement à la ponte) nécessiterait, dans un périmètre assez large, un grand nombre de comptages pour lesquels il faudrait tenir compte à la fois du nombre d'insectes trouvés et par exemple du nombre d'arbres attaqués, de la densité de pullulation par arbre, etc. On a pu effectivement réaliser par des sondages de cet ordre, des appréciations de pullulation de Scolytides dans des massifs forestiers (TRAGARDTH) mais de telles recherches paraissent pratiquement impossibles dans des périmètres de culture, où de plus l'intervention de l'homme est permanente, sous diverses formes (élagages, traitement insecticides par exemple, qui jouent un rôle alors même qu'ils ne sont pas spécialement dirigés contre l'insecte étudié). En fait, le facteur « activité humaine » est, du point de vue écologique pur, inséparable des autres, et contribue certainement à réduire fortement les pullulations, surtout en phase aérienne. Mais la diversité des formes de cette intervention concourt à en rendre l'analyse extrêmement complexe, et il convient de chercher à éliminer ce facteur pour une recherche dont l'homme doit être précisément le bénéficiaire, car son activité est la seule qui puisse être orientée dans un sens correcteur lorsque les autres facteurs limitants viennent à être insuffisants. C'est pourquoi d'ailleurs nous avons travaillé surtout dans des vergers anciens, délaissés et négligés, mais qui étaient de trop peu d'étendue pour que des observations quantitatives valides puissent y être effectuées sur l'action des facteurs intervenant en phase aérienne.

Parmi les facteurs que nous avons étudiés, beaucoup sont eux-mêmes sous la dépendance plus ou moins directe du climat, ce qui donnerait aux facteurs climatiques, une prépondérance en quelque sorte « qualitative ». Pour fixer les idées, prenons l'exemple d'un climat fortement humide, avec d'abondantes précipitations : ainsi que nous l'avons vu, l'humidité elle-même provoque, indirectement ou directement, une très importante mortalité ; mais elle intervient aussi par l'intermédiaire des abaissements de température qui, sous nos climats, sont le corollaire habituel des précipitations.

Au niveau de l'habitat subcortical, on note donc, du fait de l'humidité proprement dite :

1. Une forte mortalité de stades jeunes du Scolyte (action directe).
2. Un accroissement de la proportion d'insectes stérilisés par le

Nématode *Parasitylenchus*, dont la propagation est plus aisée ; en ce qui concerne le devenir des populations, les insectes parasités équivalent pratiquement, rappelons-le, à des morts.

3. Le développement de mycoses nuisibles à l'insecte, et peut-être en outre une dégradation plus rapide de l'aliment de celui-ci.

4. Peut-être un effet favorisant sur la survie des larves d'Hyménoptères (sauf le cas de mycoses s'y attaquant).

Du fait de l'abaissement de température correspondant, on aura :

5. L'allongement de la durée des essors des imagos, ainsi que de la durée de la ponte de chacun d'eux.

6. L'allongement de la durée de développement.

Ces deux facteurs ont pour conséquence finale d'abaisser, comme nous l'avons vu, la proportion de la population survivante apte à ter-

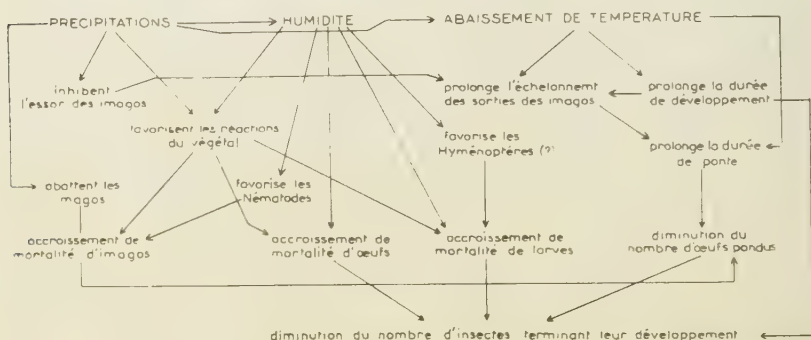


FIG. 27. — Schéma des divers aspects de l'intervention de facteurs climatiques défavorables comme régulateurs des populations de *Ruguloscyltus rugulosus*.

miner son développement et à donner naissance à une nouvelle génération ; d'où, en particulier, augmentation de la mortalité hivernale.

Au niveau de l'habitat global, les précipitations peuvent se traduire par :

7. L'accroissement de la vitalité des végétaux et de leurs possibilités de réactions aux attaques des imagos ou au développement des larves.

8. La possibilité, concurremment avec d'autres facteurs climatiques tels que les vents, d'une action directe sur les imagos qu'elles abattent lors des périodes de vol.

Par contre, des mêmes facteurs peuvent aussi abattre éventuellement les imagos de parasites Hyménoptères, l'humidité proprement dite étant au contraire sans doute de nature à favoriser leur survie.

Nous avons schématisé à la figure 27 ces divers aspects de l'action de l'humidité et des précipitations. La sécheresse et la chaleur provoquent des effets pour la plupart contraires ; nous avons vu cependant que les

fortes chaleurs susceptibles de régner dans le milieu subcortical par beau temps, peuvent, à certaines époques, provoquer une importante mortalité de larves ; accessoirement enfin, la sécheresse et la chaleur sont nuisibles aux Acariens *Pediculoïdes*.

Le taux de mortalité de *Ruguloscolytus rugulosus* est donc en fait conditionné par l'action combinée de ces divers facteurs, non pas tant selon qu'ils sont favorables ou non à la survie de l'insecte, mais plutôt selon qu'ils sont plus ou moins défavorables. C'est ainsi que nous avions déjà mis en évidence le fait que, par temps très humide et frais, on observe, comme par temps chaud et sec, une mortalité assez considérable, mais cependant beaucoup plus importante dans le premier cas, si bien que les conditions de chaleur et de sécheresse paraissent en fin de compte avoir une action favorisante. En appliquant ce point de vue à l'ensemble des facteurs, on peut dire que sécheresse et chaleur sont d'autant moins défavorables à la survie et à la multiplication du Scolyte que justement, elles défavorisent d'autre part la propagation de certains de leurs parasites, et qu'elles favorisent au contraire la dispersion des imagos et leur établissement sur de nouveaux végétaux-hôtes dont elles amoindrissent par ailleurs les possibilités de réaction.

Il y a donc une convergence des actions des facteurs climatiques, qui, dans le cas ici étudié, paraît bien leur donner une importance prépondérante. Cette suprématie qualitative se double d'une importance quantitativement plus grande de l'action directe des facteurs climatiques sur la mortalité en phase xylobie surtout, comme on peut s'en rendre compte après analyse.

Les résultats de nos dénombrements ont en effet indiqué que la mortalité attribuable aux facteurs climatiques était, dans tous les cas examinés, bien supérieure à la mortalité parasitaire, étant entendu que nous ne faisons état que des parasites les plus constants, Nématodes et Hyménoptères, les autres ayant été éliminés de nos examens.

Nous reprenons les données de ces dénombrements, aussi bien pour la première que pour la deuxième génération, en nous occupant, pour cette dernière des résultats constatés après l'hibernation. Nous transcrivons cette fois les résultats sous la forme de pourcentages de mortalités calculés par rapport à la fécondité potentielle (tableau XXXII).

Nous savons que ces résultats sont calculés *a posteriori* sur des populations dont la grande majorité des individus a terminé son développement. Par conséquent le pourcentage de mortalité attribué aux Hyménoptères ne reflète sans doute pas les faits dans toute leur exactitude, car le mode de vie subcortical des insectes (hôtes comme parasites) nous oblige à utiliser une méthode d'observation ne permettant pas de tenir compte des Hyménoptères morts en cours de développement, alors même qu'ils ont détruit une certaine proportion de Scolytes ; ces derniers

sont donc comptés parmi les insectes morts du fait des conditions climatiques. Mais par contre, et ceci peut dans une certaine mesure compenser cela, il faut également se rappeler qu'une certaine proportion des insectes détruits par les Hyménoptères, auraient de toutes façons péri du fait de l'intervention des facteurs climatiques.

TABLEAU XXXII

Action des principaux facteurs de mortalité sur les populations de Ruguloscolytus rugulosus rapportée au potentiel de fécondité de l'espèce, pour la période 1951-54.

Origine de la population	Survivants moy. par fam.	Survivants parasités par Néma- todes (%)	Hyméno- ptères moy. par fam.	Mortalité p. 100			
				Totale	Némat.	Hymén.	Climat.
1951 :							
Chaponost I	5,6	32	10	93,0	3,2	18,0	71,8
Les Barrolles..... I	5	?	9,7			17,8	
Chaponost II	5,5	39	5	93,0	3,9	9,0	81,1
Les Barrolles..... II	5,2	44	5,6	94,6	4,1	6,5	84,6
1952 :							
Chaponost I	19,2	0	5,2	65,0	0	9,4	55,6
Les Barrolles..... I	16,4	0	5,3	70,2	0	9,6	60,6
Chaponost II	9,7	20	2,4	85,8	3,5	4,3	78,0
Les Barrolles..... II	8,4	17	2,8	87	2,7	3,8	81,5
1953 :							
Chaponost I	7,9	25	7,6	80,2	3,6	12,0	73,2
Les Barrolles..... I	6,0	24	6,5	91,6	2,6	11,8	77,2
Chaponost II	10,7	48	4,0	88,8	8,3	7,2	73,3
Les Barrolles..... II	8,2	39	3,9	90,4	6,1	7,1	76,8
1954 :							
Chaponost I	5,7	40	3,5	93,8	4,2	6,3	83,3
Les Barrolles..... I	6,8	36	3,2	92	4,4	5,8	81,8

I. Première génération.

II. Deuxième génération (examen effectué au printemps de l'année suivante, après hivernage).

En fait d'ailleurs, tout paraît se passer comme si la plus grande partie des parasites Hyménoptères se trouvaient dans ce dernier cas : nous avons déjà noté plus haut l'indépendance du taux de mortalité totale du Scolyte par rapport au taux de mortalité par les Hyménoptères. Il semble, en d'autres termes, que ces parasites n'influent que très peu sur la mortalité totale. Leur rôle, d'appoint uniquement paraît assez mince, et leur action limitante, en valeur absolue, comme en valeur relative, se trouve d'autant plus réduite que la mortalité par facteurs climatiques est plus élevée.

En ce qui concerne les Nématodes, nous savons que le taux de parasitisme, même déterminé *a posteriori* sur une fraction quelconque d'une population donnée, peut être considéré comme représentatif du taux d'infestation réel de la population en question. Les parasites sont ici strictement dépendants de l'hôte, et tout facteur agissant sur la fraction de population non parasitée, agit sur la fraction infestée dans une mesure identique. Donc, seuls les survivants parasités représentent la part d'in-

tervention réellement utile de la mortalité par Nématodes dans la mortalité globale (étant entendu que ces survivants parasités sont en fait à considérer du point de vue dynamique des populations, comme des morts, puisque stériles). Rapportée au potentiel de fécondité moyen cette part d'intervention utile est également d'autant plus petite que les autres facteurs se sont montrés plus actifs.

Nous pouvons tenter de considérer ensemble le facteur « Hyménoptères » et le facteur « Nématodes » comme un facteur unique, puisqu'ils agissent sur les mêmes stades de l'insecte-hôte. Mais leurs parts respectives d'activité ne se totalisent pas purement et simplement, car les parasites des deux catégories peuvent coexister sur un même individu hôte : par exemple, pour une population de Scolytes attaquée à 30 p. 100 par les Nématodes et à 25 p. 100 par les Hyménoptères, le taux de parasitisme global est seulement de 47,5 p. 100 et non de 55 p. 100. La coexistence des deux catégories de parasites agissant sur les mêmes stades a pour effet d'amortir de façon très appréciable les variations de leur action limitante d'ensemble, et constitue un facteur de plus de stabilité de l'action des parasites.

Face à cette relative stabilité de l'action des facteurs parasitaires, les facteurs climatiques présentent une action qui, dans les cas étudiés leur a été constamment supérieure, mais qui de plus, a été sujette à des variations de bien plus grande amplitude. C'est sans doute cette propriété qui leur confère leur importance primordiale, et fait qu'ils constituent le principal facteur de fluctuations.

Nous avons tenté de représenter graphiquement cet ensemble d'interactions : un carré figurera une population d'insectes telle qu'elle serait sans aucune intervention de facteurs limitants, c'est-à-dire une population à 100 p. 100 du potentiel reproductif (fig. 28).

Soit par exemple 30 p. 100 le taux d'infestation par Nématodes, valeur que l'on peut considérer comme voisine des taux réellement rencontrés dans la nature. Nous assignerons ici au taux d'infestation par Hyménoptères, une valeur volontairement très élevée, en raison de la part d'incertitude qui subsiste en cette matière : 25 p. 100 semble pouvoir être considéré comme une valeur limite supérieure ; dans les limites de ces 25 p. 100, le nombre d'Hyménoptères atteignant le stade imaginal pourra être un nombre quelconque, selon l'action propre des divers facteurs limitants sur ces parasites.

Cependant, la valeur réelle de l'action des Hyménoptères dépend de l'action des facteurs climatiques sur les Scolytes ; d'autre part, le nombre de Scolytes survivants parasités par Nématodes, qui représente la valeur réelle de l'action de ces derniers dépend également de l'action des facteurs sur les Scolytes, en même temps que du taux d'infestation par Hyménoptères.

Pour les taux d'infestation définis ci-dessus, le taux global de parasitisme est de 47,5 p. 100. Si les facteurs climatiques sont tels qu'ils puissent détruire X p. 100 de la population de Scolytes, la part d'activité réelle revenant aux parasites est seulement de :

$$p = \frac{47,5}{100} - \frac{X \times 47,5}{100 \times 100}$$

soit à la limite, pour $X = 100$, $p = 0$.

Cette part est d'autant plus réduite que l'action des facteurs climatiques X est plus prononcée (cf. fig. 28, à gauche) ; elle augmente, lorsque cette dernière diminue (fig. 28, à droite) ; mais, en admettant que restent

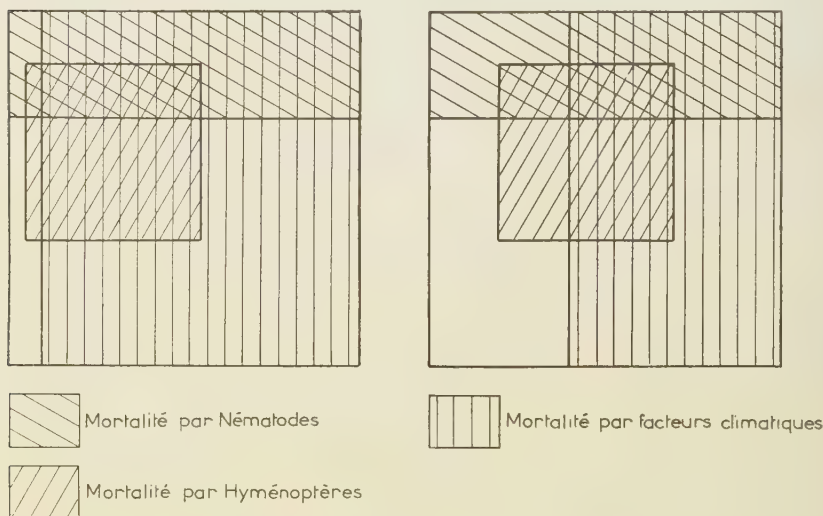


FIG. 28. — Schéma d'interactions entre facteurs parasitaires et facteurs climatiques : à gauche : cas où la mortalité climatique est élevée. — à droite : cas où elle est moins forte.

constants les taux d'infestation parasitaire, l'accroissement de la proportion de survivants provoquée par une diminution de l'action des facteurs climatiques, est supérieur à l'augmentation de la part d'activité réelle de mortalité parasitaire qui en résulte. Si le taux d'infestation parasitaire diminue, la proportion d'insectes survivants peut en être accrue, mais dans une mesure moindre que par un abaissement de même ordre de l'action des facteurs climatiques.

Rappelons de plus que précisément, une baisse de l'action des facteurs climatiques s'accompagne souvent dans la nature, d'une baisse des taux d'infestation parasitaire, par action directe du climat sur les parasites notamment les Nématodes.

Le climat apparaît donc bien comme le principal facteur régissant, dans la région lyonnaise du moins, les fluctuations de populations chez

Ruguloscolytus rugulosus. Mais, dans l'ensemble, et pour la période considérée, ces fluctuations sont assez faibles.

Reprenons en effet les résultats de nos dénombrements de populations naturelles. Nous tiendrons compte ici, non pas de la survie globale, mais seulement des insectes parvenus au stade imaginal et ayant pris leur essor, en retranchant aussi la fraction parasitée par les Nématodes. En considérant que le rapport numérique des sexes est de 1 (c'est-à-dire que 50 p. 100 des insectes sont des mâles) nous pouvons dresser pour la période 1951 à 1954 inclus, un tableau des coefficients d'accroissement des populations après chaque génération, dans les foyers considérés (tableau XXXIII). Il n'y est pas tenu compte de la mortalité survenant en phase

TABLEAU XXXIII

Coefficients d'accroissement des populations de Ruguloscolytus rugulosus pour la période 1951 à 1954 inclus.

Génération d'insectes	Moyenne d'imagos par famille	Parasitisme par Nématodes p. 100	Coefficient d'accroissement
1951 :			
1 ^{re} génération.....	1,5 à 2,1	30 à 40	0,2 à 0,4
1952 :			
génération hivernante..	3 à 8	30 à 40	0,8 à 2,4
1 ^{re} génération.....	11 à 18	0	5,5 à 9,0
1953 :			
génération hivernante..	7 à 12	20 environ	2,8 à 4,8
1 ^{re} génération.....	3 à 7	25 environ	1,1 à 2,5
1954 :			
génération hivernante..	8 à 12	40 à 45	2,3 à 3,6
1 ^{re} génération.....	3 à 4	35 à 45	0,8 à 1,3

Il est rappelé que la génération hivernante d'une année donnée est la deuxième génération de l'année précédente.

« aérienne » qui doit encore diminuer les coefficients d'accroissement trouvés, principalement lors des années à mauvais temps et précipitations abondantes. Mais le calcul effectué seulement sur les données de la phase xylobie permet déjà de constater la faible importance générale des coefficients d'accroissement. Ils sont en effet très bas, et même parfois inférieurs à l'unité en année fraîche et humide. Compte tenu des divers facteurs, on ne note de coefficient d'accroissement vraiment important par rapport à l'ensemble des valeurs obtenues, que pour le deuxième vol de 1952 ; mais même dans ce cas, il est peu élevé, eu égard au potentiel reproductif de l'espèce ; une régression se dessine d'ailleurs dès la génération suivante, pour laquelle les conditions climatiques ont été beaucoup plus défavorables.

Il nous paraît donc vraisemblable que des conditions favorables à la multiplication et à la survie de l'insecte doivent se trouver reproduites pour plusieurs générations successives pour donner lieu à des pullulations importantes et à des infestations graves. Encore faudrait-il que

ces conditions favorables se maintiennent au moment de l'essaimage des imagos. C'est dans ce sens que les facteurs intervenant en phase « aérienne » ont un rôle important : pour qu'il y ait effectivement accroissement de population, il faudra que le taux de multiplication en fin de phase xylobie soit suffisant pour compenser largement l'action des facteurs s'exerçant en phase « aérienne ». Nous en sommes pratiquement réduits aux hypothèses quant à l'évaluation des ces derniers, mais rappelons encore que précisément, les facteurs favorisant la dispersion et la survie des insectes essaimant ainsi que leur implantation sur de nouveaux hôtes végétaux, se trouvent être les mêmes qui favorisent (ou défavorisent le moins) sa survie et sa multiplication en phase xylobie. Là encore, on retrouve la conjonction des divers modes d'action des facteurs climatiques.

Tels seraient donc les principaux mécanismes de régulation. Au cours de cette étude, nous avons été amené à poser certains problèmes, tels par exemple celui du déterminisme des attaques, celui de la diapause, et les questions de physiologie de la nutrition, en soulignant au passage les rapports qui peuvent les lier. On sait d'ailleurs fort peu de la nutrition de cette famille particulière de xylophages que constituent les Scolytides. Mais ces questions n'avaient que des rapports moins directs avec l'orientation générale de ce travail. Leur grand intérêt tant biologique que pratique doit en faire cependant un champ largement ouvert à de futures recherches.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. — Le cycle évolutif de *Ruguloscolytus rugulosus* se répète chaque année selon le même schéma, les mêmes stades faisant, à quelques jours près, leur apparition aux mêmes dates. On note deux générations par an dans la région lyonnaise. Cependant, les écarts importants du microclimat subcortical auquel l'insecte est inféodé, ont pour effet, concurremment avec d'autres facteurs, un très important échelonnement dans le temps des cycles évolutifs des divers individus d'une même population. Les essors des imagos en particulier peuvent s'échelonner sur plus de deux mois. Les abaissements de température, les précipitations ont également pour effet d'allonger la durée totale des essors d'une population donnée.

2. — Un phénomène d'arrêt de développement a pu être mis en évidence, notamment par les études sur les conditions de nymphose. Cette diapause (au sens large du mot) frappe, en fin de saison les larves qui ont terminé leur croissance et sont encloses dans leur logette nymphale, et qui de ce fait ne se nymphosent pas immédiatement.

3. — Par rapport aux conditions climatiques extérieures, les condi-

tions du biotope subcortical peuvent se trouver fortement modifiées ou altérées. D'une part, les températures, dans certains cas excessives, peuvent déterminer la mort d'une certaine proportion d'insectes, car elles peuvent dépasser les conditions léthales telles qu'elles ont été précisées par ailleurs au laboratoire. D'autre part, les conditions d'humidité exagérée, pouvant effectivement se trouver réalisées dans le milieu subcortical naturel, provoquent en laboratoire une très forte mortalité naturelle.

Des dénombrements de populations naturelles effectués plusieurs années de suite, montrent que malgré une mortalité sans doute élevée notée en année chaude et sèche, ces dernières sont très nettement moins défavorables à la survie et à la multiplication du Scolyte que les années de forte humidité et relativement fraîches. C'est ainsi par exemple que la proportion d'insectes survivants en fin de saison pour la première génération était d'environ 40 p. 100 en 1952, contre 10 p. 100 seulement en 1951 et 1954, années très humides.

4. — Du fait du phénomène d'échelonnement, tous les stades de l'insecte (à l'exception des nymphes) se trouvent représentés à l'entrée de l'hiver. Cependant les observations dans la nature, confirmées et complétées par des expériences de laboratoire sur la survie des divers stades d'insecte à diverses conditions, ont permis de se rendre compte que seules sont capables d'hiverner dans de bonnes conditions, les larves parvenues avant le début de la période d'hibernation, à fin de croissance et enclouées dans leur logette nymphale. D'où l'importance écologique du phénomène de diapause qui a pour effet d'interrompre le cours du développement des insectes, à ce stade.

La mortalité hivernale paraît essentiellement causée par l'humidité excessive qui règne en permanence dans le biotope subcortical au cours de l'hiver. Les quelques larves non complètement développées qui survivent à l'hiver, ne paraissent pas en mesure de poursuivre leur développement, du fait surtout de l'altération de leur aliment.

L'importance numérique du « stock hivernant » constitué par ces larves en diapause, est fonction d'une part des divers facteurs de mortalité qui s'exercent durant le développement de la génération dont elles font partie. Mais d'autre part, toutes choses égales d'ailleurs, la mortalité hivernale sera d'autant plus importante que la proportion de larves en logettes par rapport à la population survivante sera plus faible. La mortalité hivernale sera donc d'autant plus réduite que les conditions climatiques auront davantage favorisé la rapidité du développement des insectes et que plus de larves auront eu de ce fait la possibilité de terminer leur croissance. Elle dépend donc aussi des conditions qui ont présidé à l'essor et à la ponte des imagos qui ont donné naissance à la population dont font partie ces larves, ainsi également que des conditions dans lesquelles s'est développée la génération précédente.

Les facteurs climatiques agissent donc par là de façon indirecte, action qui se cumule avec l'action directe sur la mortalité au cours du développement, ce qui traduit l'importance écologique des facteurs conditionnant l'échelonnement des développements individuels.

5. — Dans les élevages de laboratoire, on peut constater, au-delà d'une certaine densité de peuplement, un abaissement du taux de multiplication, par défaut d'aliment. Cependant, d'après les vérifications qui ont été effectuées, ce facteur n'interviendrait dans la nature que dans certains cas particuliers, peut-être comme facteur de régression, APRÈS une pullulation massive.

D'autres facteurs d'ordre alimentaire, conditionnés par l'état physiologique de la plante-hôte, interviennent sans doute, mais ils sont difficilement évaluables. L'état physiologique de la plante-hôte paraît également déterminer sa réceptivité à l'insecte (chimiotropisme). Enfin, il conditionne ses possibilités de réaction à l'attaque des imagos et au développement des larves.

6. — Les ennemis naturels de *Ruguloscolytus rugulosus* appartiennent à divers groupes : parasites végétaux (Mycoses), parasites et prédateurs animaux : Oiseaux, Coléoptères, Acariens, Nématodes, Hyménoptères.

Les oiseaux n'ont qu'une action inconstante et occasionnelle, de même que les divers Coléoptères prédateurs qui, outre le fait qu'ils ne sont pas spécifiques, n'ont été que très rarement trouvés. Une attention plus grande a été portée aux autres groupes, qui interviennent plus fréquemment.

7. — Les galeries de *Ruguloscolytus rugulosus* hébergent de nombreuses formes d'Acariens. Plusieurs sont occasionnellement prédatrices. D'autres paraissent seulement commensales ou phorétiques.

Deux espèces parasites, très voisines ont été observées : *Pediculoïdes ventricosus* Newp. et *P. scolyti* Oud. La biologie des deux espèces est presque identique. Quelques données bio-écologiques sont fournies : à 25°, le cycle évolutif est d'environ 6 jours. La fécondité peut être considérable. Là où ils existent, ces Acariens peuvent donc se montrer des ennemis redoutables du Scolyte ; mais leur vitesse de développement et de multiplication, après avoir rapidement provoqué la disparition des Scolytes, a finalement pour conséquence, le surparasitisme et le cannibalisme. La destruction des insectes qui seraient à même d'assurer leur transport est sans doute à l'origine du fait qu'ils sont très inconstants. *P. ventricosus* attaque aussi les larves des Hyménoptères, alors que *P. scolyti* les respecte.

8. — Un Nématode parasite nouveau a été trouvé et est décrit sous le nom de *Parasitylenchus dispar rugulosi*. C'est un parasite de la cavité générale de l'insecte, vivipare et vraisemblablement hermaphro-

dite. Son cycle évolutif a pu être reconstitué. Le parasite est strictement inféodé à l'hôte. Les insectes sont infestés à l'état larvaire par les larvules du Nématode et ces larvules poursuivent leur développement en même temps que leur hôte jusqu'à ce que celui-ci ait atteint le stade imaginal, période à laquelle les Nématodes donnent naissance à une nouvelle génération de larvules qui migre de l'hôte pour infester de nouvelles larves de Scolytes nées entre temps d'insectes indemnes. Les insectes infestés sont en effet complètement stérilisés. Les imagos parasités forment des galeries différentes des galeries de ponte normales.

Quelques expériences d'élevage indiquent que la transmission du parasite requiert une forte humidité dans le biotope, au moins à la période de migration des larvules réinfestantes. Ceci paraît confirmé par les taux d'infestation observés dans les conditions naturelles : importants les années humides (plus de 30 p. 100 parfois), il a été trouvé nul en 1952, année sèche, pour la première génération, et faible (12 p. 100) pour la deuxième.

Une autre espèce de Nématode, non déterminée, mais dont la femelle est décrite, n'a avec l'hôte que des rapports beaucoup moins étroits : la femelle du Scolyte véhicule des larves de cette espèce dans son réceptacle séminal, ce qui paraît être sans conséquence pour elle, sa fécondité restant normale. L'insecte ne paraît servir que de transporteur au Nématode (« Association mécanique interne »).

9. — Les Hyménoptères parasites figurent parmi les ennemis naturels les plus constants de *Ruguloscolytus rugulosus*. Six espèces de Chalcidiens (dont deux rares) et un Braconide ont été trouvés. Les recensements effectués ne permettent cependant pas d'affirmer la prédominance de l'une ou l'autre d'entre elles, les proportions en étant très variables, même dans un même foyer.

Les rapports entre les cycles évolutifs des hôtes et des parasites ont été étudiés, ainsi que quelques caractéristiques biologiques. Les principaux Chalcidiens ont un cycle sensiblement parallèle, non synchronisé avec celui de l'hôte. Ils se reproduisent à raison de 3 et peut-être 4 générations par an, la dernière n'étant que partielle. Une seule espèce : *Entedon leucogramma* est endoparasite. Le Braconide *Ecphylys eccoptogastri* présente un cycle à deux générations mieux synchronisé avec celui de l'hôte.

De nombreux facteurs de mortalité limitent ces Hyménoptères. Ils sont en particulier soumis à l'état larvaire, aux mêmes vicissitudes climatiques que leur hôte. Le taux apparent de parasitisme, peut atteindre 70 p. 100, mais le taux rapporté à la fécondité potentielle du Scolyte n'a pas dépassé 25 p. 100, dans les meilleurs cas.

Parmi les facteurs de mortalité, outre l'intervention d'autres parasites et prédateurs du Scolyte (Oiseaux, Acariens), on a noté l'action des

fortes chaleurs nuisibles à la survie des imagos et l'action des fortes humidités nuisibles aux larves notamment par mycoses. La mortalité hivernale : seules les larves ayant terminé leur développement, passent l'hiver. En ce qui concerne les Chalcidiens qui sont la majorité, la discordance de leur cycle avec celui de l'hôte, constitue aussi un facteur de mortalité et restreint fortement leur utilité réelle.

10. — Les interactions de divers groupes d'ennemis naturels sont examinées : le Nématode, hôte interne de la larve, subit toutes les attaques que peut subir celle-ci. Les Hyménoptères peuvent être détruits par *P. ventricosus*, les Oiseaux, etc. Les espèces ectoparasites d'Hyménoptères font vraisemblablement concurrence à *Entedon leucogramma*.

11. — Les divers facteurs examinés dépendent presque tous plus ou moins des conditions climatiques.

Les pluies abondantes, par exemple, le temps humide, agissent directement en défavorisant le développement du Scolyte et en provoquant chez lui une forte mortalité, et indirectement en favorisant chez le végétal, les possibilités de réaction. Il favorise en outre la propagation des Nématodes, et peut-être dans une certaine mesure la survie des Hyménoptères parasites imagos.

A ces facteurs qui s'exercent durant la phase subcorticale de la vie de l'insecte (dénommée « phase xylobie ») il convient d'ajouter ceux qui s'exercent sur les imagos au moment de l'essor (phase « aérienne ») : les pluies et les vents qui abattent les insectes par exemple, mais qui restent difficiles à chiffrer.

Cette prédominance qualitative des facteurs climatiques due à la diversité de leurs modes d'action, lesquels ont des conséquences convergentes, se double d'une prédominance quantitative : les facteurs climatiques provoquent dans tous les cas une mortalité supérieure à la mortalité parasitaire ; l'amplitude des variations dues aux facteurs climatiques est plus forte que celle des variations de mortalité parasitaire, ce qui démontre leur importance comme facteur de régulation, alors que la mortalité parasitaire est comparativement plus stable.

12. — Pratiquement, le coefficient d'accroissement des populations est très faible et souvent même inférieur à l'unité lorsque les conditions climatiques sont très défavorables (cas des années humides et fraîches). Bien que beaucoup plus important dans des conditions favorables, il reste cependant relativement peu élevé par rapport à la fécondité potentielle. Il a été en moyenne de 7 à 8 pour la première génération de 1952 le potentiel de fécondité de l'espèce étant de 55. Ceci donne à penser que pour donner lieu à d'importantes pullulations, les conditions favorables à la multiplication de *Ruguloscolytus rugulosus* doivent se trouver réalisées plusieurs générations de suite.

ANNEXE

Données climatiques des mois d'été pour les années 1951 à 1954.
(SAINT-GENIS-LAVAL)

1951

Mois	Décade	Température moyenne	Humidité relative moyenne	Total précipitations (mm)	Nombre de jours de pluie
Mai	1	12,2	69,3 } 75,1 } 70,3 }	28,9 } 28,8 } 63,3 }	8 } 6 } 5 }
	2	10,0			
	3	15,0			
Juin	1	16,1	75,0 } 70,6 } 59,9 }	37,0 } 81,9 } 41,5 }	3 } 7 } 5 }
	2	19,2			
	3	16,6			
Juillet	1	20,6	72,4 } 60,1 }	0,9 } 52,3 } 6,1 }	1 } 5 } 2 }
	2	19,8			
	3	19,9			
Août	1	19,0	76,2 } 75,2 } 70,0 }	52,0 } 33,9 } 18,9 }	6 } 4 } 3 }
	2	17,7			
	3	18,7			
Septembre	1	19,6	73,6 } 72,8 } 78,7 }	1,3 } 22,8 } 35,5 }	1 } 4 } 4 }
	2	17,0			
	3	14,9			

1952

Mois	Décade	Température moyenne	Humidité relative moyenne	Total précipitations (mm)	Nombre de jours de pluie
Mai	1	14,8	63,0 } 57,7 } 53,5 }	22,0 } 1,7 } 0,0 }	4 } 1 } 0 }
	2	16,9			
	3	16,7			
Juin	1	19,5	59,0 } 59,5 } 48,0 }	11,9 } 30,5 } 0,0 }	3 } 5 } 0 }
	2	21,5			
	3	23,9			
Juillet	1	27,1	44,8 } 38,1 } 38,8 }	10,0 } 0,0 } 7,6 }	1 } 0 } 3 }
	2	23,1			
	3	22,3			
Août	1	21,2	51,8 } 59,1 } 72,4 }	12,2 } 38,6 } 5,6 }	3 } 2 } 3 }
	2	22,7			
	3	19,7			
Septembre	1	16,9	71,8 } 74,4 } 67,6 }	3,9 } 51,3 } 16,7 }	4 } 7 } 4 }
	2	14,1			
	3	13,0			

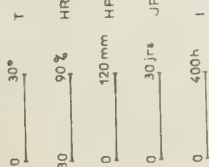
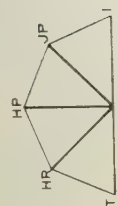
1953

Mois	Décade	Température moyenne	Humidité relative moyenne	Total précipitations (mm)	Nombre de jours de pluie
Mai	1	13,7	69,7	8,4	2
	2	17,5	65,3	1,0	2
	3	22,1	54,7	4,3	1
Juin	1	14,2	73,9	13,5	6
	2	16,9	73,8	27,9	3
	3	19,8	75,1	73,5	5
Juillet	1	20,2	74,6	22,6	5
	2	19,1	66,4	11,7	3
	3	21,1	63,5	28,6	2
Août	1	20,0	70,6	21,7	3
	2	22,8	67,4	30,1	2
	3	18,5	67,0	7,6	3
Septembre	1	21,8	60,8	0,0	0
	2	18,3	64,9	13,6	6
	3	14,9	80,5	87,1	6

1954

Mois	Décade	Température moyenne	Humidité relative moyenne	Total précipitations (mm)	Nombre de jours de pluie
Mai	1	12,2	63,3	8,2	4
	2	14,7	72,0	36,5	5
	3	16,3	65,5	13,3	5
Juin	1	16,7	65,0	12,9	4
	2	19,2	65,1	10,2	1
	3	21,4	61,9	15,5	2
Juillet	1	15,9	67,4	26,9	5
	2	19,7	65,5	3,0	1
	3	21,7	65,6	1,7	1
Août	1	21,7	63,4	14,9	3
	2	18,2	73,6	136,8	5
	3	16,7	73,0	55,5	5
Septembre	1	20,1	71,7	29,8	5
	2	17,5	77,6	52,4	2
	3	13,4	76,1	14,0	5

LÉGENDE



septembre



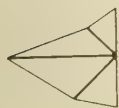
août



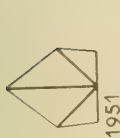
juillet



juin



mai



ANNEXE. — Climatogrammes pour les mois d'été 1951 à 1954. Les données sont celles de la Station météorologique de l'Observatoire de Lyon à Saint-Genis-Laval, excepté pour l'insolation, fournie par les appareils de la Station météorologique de Lyon-Bron. — T. Température moyenne mensuelle. — HR. Humidité relative moyenne mensuelle. — HP. Hauteur totale de pluie dans le mois. — JP. Nombre de jours de pluie dans le mois. — I. Duree totale d'insolation dans le mois.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AGRELL (I.), 1952. — The Diapause problem. *C. R. Colloque Intern. sur l'Ecologie*. (Paris, 20-25 février 1950) pp. 287-295. C.N.R.S. Paris.
- ALLEE (W. C.), EMERSON (A. E.), PARK (O.), PARK (T.) et SCHMIDT (K. P.), 1949. — Principles of animal Ecology, 1 vol. Saunders N. Y.
- ANDRE (M.), 1936. — Sur le *Pediculoïdes ventricosus* NEWP. *Bull. Mus. Hist. Nat.* VIII, 240-245 et 337-341.
- ANDRE (M.), 1949. — Acariens. in P. P. Grasse. 1949. *Traité de Zoologie*, VI., 794-892, Masson, Paris.
- ANDREWARTHA (H. G.) et BIRCH (L. C.), 1954. — The distribution and abundance of animals, 1 vol. Univ. Chicago Press, Chicago.
- ANTON (E. W.), 1949. — Field experiments for control of the Shot Hole Borer. *J. Econ. Ent.*, XLII, 854.
- BALACHOWSKY (A.) et MESNIL (L.), 1936. — Les insectes nuisibles aux plantes cultivées, 2 vol. L. Méry Paris.
- BALACHOWSKY (A.), 1951. — Coléoptères Scolytides. *Faune de France*, I, 1 vol. Lechevallier, Paris.
- BALACHOWSKY (A.), 1951. — La lutte contre les insectes, 1 vol. Payot, Paris.
- BEAL (J. A.), 1927. — Weather as a factor in Southern Pine Beetle control. *J. Forestry*, XXV, 741-742.
- BEAL (J. A.), 1934. — Relation of air and bark temperatures of infested Ponderosa Pines during subzero weather. *J. Econ. Ent.*, XXVII, 1132-1134.
- BECKER (G.), 1943. — Zur Oekologie und Physiologie der holzzerstörender Käfer. *Z. Ang. Ent.* XXX, 104-118.
- BERAN (O.), 1934. — Forstentomologische Studien aus dem Gebiete von Lunz. III. Untersuchungen über der Verlauf der absolute Luftfeuchtigkeit in der Kambialzone liegender Fangbäume. *Z. Ang. Ent.* XX, 442-448.
- BILLIOTTI (E.), 1952. — Interactions écologiques au sein de la biocénose. *Ann. Sc. Nat. Zoo.*, XIV, 2^e série, 428-431.
- BLACKMANN (M. W.), 1924. — Effect of deficiency and excess of rainfalls upon the Hickory Bark Beetle *Eccoptogaster quadrispinosus*. *J. Econ. Ent.*, XVII, 460-470.
- BLANC (G. R.), 1912. — Revue générale de la famille des Tarsonémides. *Bull. Soc. Vulg. Zoo. Agr.*, VI, 153-163.
- BODENHEIMER (F. S.), 1923. — Die parasitäre Beziehungen zwischen Würmern und Insekten. *Centrbl. Bakt. Parasitkd. Abt. II.*, LVIII, 220-242.
- BODENHEIMER (F. S.), 1928. — Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur. *Biol. Centrbl.*, XLVIII, 714-739.
- BODENHEIMER (F. S.), 1930. — Über die Grundlagen einer allgemeinen Epidemiologie der Insektkalamitäten. *Z. Ang. Ent.*, XVI, 433-450.
- BODENHEIMER (F. S.), 1956. — Précis d'Écologie animale. (Trad. J. THEODORIDES), 1 vol. Payot, Paris.
- BONNEMAISON (L.), 1954. — Arrêts de développement et diapauses. *Ann. Epiph.*, XI, 19-56.
- BRENY (R.), 1946. — Trois Scolytes du Cerisier. *Bull. Hortic.*, N. S., I, 32-54.
- BRENY (R.) et BOLLAERTS (D.), 1952. — *Pediculoïdes ventricosus* NEWP., un Acarien prédateur polyphage. *Bull. Inst. Agron. Gembloux*, XX, 23-32.
- BRUCKER (E. A.), 1900. — Monographie de *Pediculoïdes ventricosus* NEWP. et théorie des pièces buccales des Acariens. *Bull. Scient. Fr. et Belg.*, XXXV.
- BUCHANAN (W. D.), 1941. — Experiments with Ambrosia-Beetles *Nylosandrus germanus*, (BLFD). *J. Econ. Ent.*, XXXIV, 367-369.
- BUTOVICH (V.), 1925. — Über die Sterblichkeit des grossen Waldgärtner *Blastophagus piniperda* L. und seiner Brut. *Ent. Bl.*, XXI, 41-43.

- CHAPMAN (R. N.), 1931. — Animal Ecology, 1 vol. Mc Graw-Hill. N. Y.
- CHAUVIN (R.), 1949. — Physiologie de l'Insecte, 1 vol. I. N. R. A. Paris.
- CHAUVIN (R.), 1954. — Progrès récents dans la physiologie de l'Insecte, 1 vol. Soc. Zoo. Agr., Bordeaux.
- CHAUVIN (R.) et D'AGUILAR (J.), 1946. — Les données récentes de la microclimatologie et leur importance en écologie entomologique. *Ann. Biol.*, XXII, 175-95.
- COUTURIER (A.), 1950. — Biologie d'un *Hexameris* parasite des insectes défoliateurs de l'Osier. *Ann. I.N.R.A. Série C., (Epiphyties)*. I, 13-19.
- CRAIGHEAD (F. C.), 1920. — Direct sunlight as a factor in forest insects control. *Proc. Ent. Soc. Wash.*, XXII, 105-108.
- CRAIGHEAD (F. C.), 1925. — Bark-Beetles epidemics and rainfall deficiency. *J. Econ. Ent.*, XVIII, 577-586.
- DETHIER (V. G.), 1947. — Chemical Insect attractants and repellents, 1 vol. Blakiston, Philad.
- DOWDEN (P. B.), 1952. — The importance of coordinating applied control and natural control of forest Insects. *J. Econ. Ent.*, XLV, 481-483.
- ESCHERICH (K.), 1931. — Die Forstinsekten Mitteleuropas, 3 vol. P. Parey, Berlin.
- FERNALD (H. T.), 1935. — Applied entomology, 1 vol. Mc Graw-Hill. N. Y.
- FILIPJEV (I. N.) et SCHUURMANS-STEKHOVEN (J. H.), 1941. — A manual of agricultural Helminthology, 1 vol. Brill, Leyden.
- FINTZESCU (G. N.), 1930. — Les parasites des larves du Coléoptères *Scolytus rugulosus*. *Bull. Sect. Sci. Acad. Roumanie.*, XIII, 245-247.
- FISCHER (R. K.), 1932. — Beiträge zur Ernährungsphysiologie von *Hylobius abietis* L. und Untersuchungen über Oekologie und Klimatologie seines Nahrungskammer. *Z. ang. Ent.*, XIX, 250-277.
- FRIEDERICH (K.), 1930. — Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten des Land und Forstwirtschaftlichen Zoologie, 2 vol. P. Parey, Berlin.
- FUCHS (A. G.), 1915. — Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderer Parasiten 1. der *Ips typographus*; 2. der *Hylobius abietis*. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.*, VIII, 109-222.
- FUCHS (A. G.), 1937 et 1938. — Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borkenkäfer und einige andere Nematoden. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.*, LXX, 291-380 et LXXI, 123-190.
- GLASER (R. W.) et FARREL (C. C.), 1935. — Field experiments with the Japanese Beetle and its Nematode parasite. *J. N.Y. Ent. Soc.*, XLIII, 512-514.
- GLEN (R.), 1954. — Factors that affect Insect abundance. *J. Econ. Ent.*, XLVII, 398-405.
- GOIDANICH (A.), 1938. — I rapporti fitopatologici dei Coleotteri Scolitidi con li altri parassiti delle piante legnose e con le condizioni di vegetazione di queste. *Boll. Inst. Ent. Univ. Bologna*, XI, 127-167.
- GRAF MARIN (A.) et CORTES PENA (R.), 1940. — Introduccion de hiperparasitos en Chile. Resumen de las importaciones hechas y de sus resultados. *Proc. 6th. Pacif. Sci. Congr.*, IV, pp. 351-357. Berkeley Calif.
- GRAHAM (S. A.), 1920. — Factors influencing the subcortical temperatures of logs. *8th. Rep. St. Entom. of Minnesota*, 26-42.
- GRAHAM (S. A.), 1924. — Temperature as a limiting factor in the life of subcortical Insects. *J. Econ. Ent.*, XVII, 377-383.
- GRAHAM (S. A.), 1925. — The felled Tree-Trunk as an ecological unit, *Ecology*, VII, 397-411.
- GRAHAM (S. A.), 1952. — Forest entomology. 3th. Ed., 1 vol. Mc Graw-Hill, N. Y.
- GRASSE (P. P.), 1937. — Ecologie et microclimats. *Sciences*, LXV, 383-400.
- HAGET (A.), 1950. — L'élevage au laboratoire de *Thanasimus formicarius*,

- Coléoptère Cléride prédateur de Bostryches. *Rev. Zoo. Agr. Appl.*, XLIX, 17-34.
- HANSON (H. S.), 1937. — Notes on the ecology and control of Pine Beetles in Great-Britain. *Bull. Ent. Res.*, XXVIII, 185-249.
- HANSON (H. S.), 1939. — Further notes on the ecology and control of Pine Beetles in Great-Britain. *Bull. Ent. Res.*, XXX, 483-542.
- HERFS (A.), 1926. — Oekologische Untersuchungen an *Pediculoïdes ventricosus* NEWP. *Zoologica*, XXVIII.
- HOPF (H. S.), 1938. — Investigations into the nutrition of the Ash Bark-Beetle *Hylesinus fraxini* PANZ. *Ann. Appl. Biol.*, XXV, 390-404.
- IABLOKHOFF (A. K.), 1947. — Contribution à l'étude du facteur hygrométrique dans l'écologie et la biologie des insectes xylophages. *Bull. Soc. Ent. Fr.*, LII, 88-95.
- IABLOKHOFF (A. K.), 1949. — Facteurs biotiques des insectes. *Ann. Soc. Ent. Fr.*, CVIII, 95-111.
- JEANNEL (R.), 1949. — Coléoptères, in P. P. Grasse. *Traité de Zoologie*, IX, 771-1077, Masson, Paris.
- KARPINSKI (J. J.), 1935. — Les causes qui limitent la reproduction des bostryches typographes *Ips typographus* L. et *Ips duplicatus* SEHLB. dans la forêt primitive. *Trav. Inst. Rech. Forest. Varsovie*, XV, 1-86.
- KASTON (J. B.) et RIGGS (D. S.), 1937. — Studies on the larvae of the native Elm Bark-Beetle. *J. Econ. Ent.*, XXX, 98-108.
- KEEN (F. P.) et FURNISS (R. L.), 1937. — Effect of subzero temperatures on populations of Western Pine Beetle *Dendroctonus brevicornis* LEC. *J. Econ. Ent.*, XXX, 483-492.
- KLEINE (R.), 1943 et 1944. — Die europäische Borkenkäfer und die beim ihnen lebenden Räuber, Parasiten, und Kommensalen. *Ent. Bl.*, XXXIX, 84-144 et XL, 68-82.
- KRAEMER (G. D.), 1950. — Der grosse Tannenborkenkäfer unter Berücksichtigung seiner beider Verwandten und der Brutbaumdisposition. *Z. ang. Ent.*, XXXI, 349-430.
- KRAEMER (G. D.), 1950. — Die kritischen Grenzen des Brutbaumdispositionen für Borkenkäfer an Fichte (*Picea excelsa* L.). *Z. ang. Ent.*, XXXI, 463-512.
- KUHN (A.), 1949. — Das Massenaufreten des achtzähligen Fichtenborkenkäfer *Ips typographus* L. in schweizerischen Waldungen 1946-49. *Mitt. Schw. Anst. Forst. Versuchsw.* XXVI, 243-330.
- MARTELLI (G.), 1915. — Alcuni esperimenti con l'*Eccoptogaster* (*Scolytus*) *amygdali* GUER., l'*E. rugulosus* RATZ. e l'*E. pruni* RATZ. ottenuti rispettivamente parassiti determinanti la morte del mandorlo, pesco e prugno. *Boll. Lab. Zoo. Gen. Agr. Portici*, IX, 165-170.
- METCALF (C. L.) et FLINT (W. P.), 1928. — Destructive and useful insects, 1 vol. Mac Graw-Hill, N. Y.
- MIDDLETON (W.), 1928. — Factors influencing the activity of Shade Tree Insects and the utilisation of these in control work. *Trans. 4th. Int. Congr. Ent.*, II, 374-381.
- MIDDLETON (W.), 1928. — Some factors influencing outbreak of and control of Shade Tree Insects. *J. Econ. Ent.*, XXI, 421-431.
- MILLER (J. M.), 1931. — High and low lethal temperatures for the western Pine Beetle. *J. Agr. Res.*, XLIII, 303-321.
- NICHOLSON (A.), 1933. — The balance of animal populations. *J. An. Ecol.*, II, 132-178.
- OLDHAM (J. N.), 1930. — On the infestation of Elm Bark-Beetles by a Nematode *Parasitylenchus scolyti* sp. n. *J. Helminth.* VIII, 239-248.
- OUDEMANS (A. C.), 1936. — Neues über *Pediculoïdes* TARG. 1878. *Festschr.* 60. *Geburtstage Pr. Dr. Embrick Strand*, 391-404. Riga.

- PAILOT (A.), 1931. — Les insectes parasites des vergers et de la vigne, 1 vol. Masson, Paris.
- PATTERSON (J. N.), 1930. — Control of the Mountain Pine Beetle in Logepole Pine by the use of solar heat. *U. S. dept. Agr. Techn. Bull.*, n° 195.
- PERRIS (E.), 1877. — Larves de Coléoptères, 1 vol. Deyrolle, Paris.
- PERSON (H. L.), 1931. — Theory in explanation of the selection of certain trees by the Western Pine Beetle. *J. Forestry*, XXIX, 696-699.
- PICARD (F.), 1921. — Sur deux Scolytides des arbres fruitiers et leurs parasites. *Bull. Soc. Path. Vég. de Fr.*, VIII, 16-19.
- PICARD (F.), 1919. — La faune entomologique du Figuier. *Ann. Épiph.*, VI, 34-174.
- PICARD (F.), 1932. — Coléoptères Cérambycides. *Faune de France*, XX, 1 vol. Lechevallier, Paris.
- PRENANT (M.), 1934. — Adaptation, Écologie et Biocénotique. *Actualités Scientifiques et Industrielles*, n° 103, 1 vol. Hermann et Cie, Paris.
- PRENANT (M.), 1952. — Les interactions en biocénotiques. *C. R. Colloque Intern. sur l'Ecologie (Paris 20-25 février 1950)*, 143-151. C.N.R.S., Paris.
- PRILLIEUX (P.) et DELACROIX (J.), 1900. — Rapport sur une maladie des Pruniers dans l'arrondissement de Villeneuve-sur-Lot. *Bull. Minist. Agr.*, 1, 65-67.
- RABATE (R.), 1911. — Recherches sur la mortalité du Prunier. *Progr. Agr. et Vitic.*, Montpellier.
- RICHARDS (O. W.), 1935. — Some breeding records of Hymenoptera. *J. Brit. Soc. Ent.*, VI, 81-86.
- ROEPKE (W.), 1940. — De rijfingsvraat van de Ooftboomspintkever *Scolytus mali* BECHST. *Tijdschr. PlZickt.*, XLVI, 168-173.
- ROEPKE (W.), 1947. — De rijfingsvraat van de Eikenspintkever *Scolytus intricatus* RATZ. *Tijdschr. PlZickt.*, LIII, 114-115.
- ROSENFELD (W.), 1919. — Schlupfwespen und Borkenkäfer. *Ent. Mitt.*, VIII, 29.
- RUSSO (G.), 1926. — Contributo alla conoscenza dei Coleotteri Scolitidi. Studio morfo biologico del *Chaetoptelius vestitus* (MULS e REY) FUCHS e dei sui simbiotici. *Bol. Lab. Zoo. Gen. Agr. Portici.*, XIX, 103-253.
- RUSSO (G.), 1937-39. — Contributo alla conoscenza dei Coleotteri Scolitidi. *Fleotribo. Phleotribus scarabeoides* (BERN) FAUV. *Boll. Lab. Ent. Portici*, I, 1-260 et II, 1-419.
- RUST (H. J.), 1933. — Many Bark-Beetles destroyed by predaceous Mites. *J. Econ. Ent.*, XXVI, 733-734.
- SAVELY (H. E.), 1939. — Ecological relations of certain animals in dead Pine or Oak logs. *Ecol. Monogr.*, IX, 373-385.
- SCHEDL (K. E.), 1937. — Populationsregulatoren und ihre Wechselbeziehungen bei Borkenkäfer. *Z. ang. Ent.*, XXIII, 149-173.
- SCHIMITSHECK (E.), 1930. — Der achtzählige Lärchenborkenkäfer *Ips cembrae* HEER zur Kenntniss seiner Biologie und Oekologie sowie seines Lebensvereines. *Z. ang. Ent.*, XVII, 253-344.
- SCHIMITSHECK (E.), 1931. — Forstentomologische Studien aus dem Gebiete von Lunz. I. Standortsklima und Kleinklima in ihren Beziehungen zum Entwicklungsablauf und zur Mortalität von Insekten. *Z. ang. Ent.*, XVIII, 460-491.
- SCHIMITSHECK (E.), 1940. — Die Massenvermehrung des *Ips sexdentatus* BORNER im Gebiete der orientalische Fichte. II. Teil. *Z. ang. Ent.*, XXVII, 84-113.
- SCHVESTER (D.), 1950. — Sur un Nématode du groupe des *Parasitylenchus dispar* FUCHS parasite nouveau du Xylébore disparate. *Ann. I.N.R.A. Série C (Epiphyties)*, I, 1-6.

- SCHVESTER (D.), 1952. — Les ennemis naturels de *Scolytus rugulosus* dans la région lyonnaise. *Bull. Soc. Linn. Lyon.*, XXI, 98-100.
- SCHVESTER (D.), 1952. — Le Xylébore disparate *Anisandrus dispar* F. en France. *Ann. I.N.R.A. Série C. (Epiphyties)*, V, 225-258.
- SCHWERDTFEGER (F.), 1941. — Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. *Z. ang. Ent.*, XXVIII, 254-303.
- SHELFORD (W. E.), 1929. — *Laboratory and Field Ecology*, 1 vol. William et Wilkins, N. Y.
- SITOWSKI (L.), 1930. — (Observations sur les parasites des Ipides). *Polisk. Pismo Ent.*, IX, 1-13.
- SMITH (H. S.), 1929. — Multiple parasitism ; its relation to the biological control of insect pests. *Bull. Ent. Res.*, XX, 141-149.
- SMITH (H. S.), 1935. — The role of biotic factors in the determination of population densities. *J. Econ. Ent.*, XXVIII, 873-898.
- SOLOMON (M. E.), 1949. — The natural control of animal populations. *J. an. Ecol.*, XVIII, 1-35.
- SAINT-GEORGE (R. A.), 1929. — Weather as a factor in outbreaks of the Hycokory Bark-Beetle. *J. Econ. Ent.*, XXII, 753-780.
- STRUBLE (G. R.), 1942. — Laboratory propagation of two predators of the Mountain Pine Beetle. *J. Econ. Ent.*, XXXV, 841-844.
- TAYLOR (T. H. C.), 1937. — The biological control of an insect in Fiji, 1 vol. Imp. Inst. Ent., London.
- THEODORIDES (J.), 1950. — Les Nématodes des Coléoptères Scolytides de France. *Vie et Milieu*, I, 53-68.
- THEODORIDES (J.), 1950. — Les Nématodes dans la lutte biologique contre les insectes nuisibles. *Bull. Analytique O.R.S.O.M.* II, 73-82.
- THOMPSON (W. R.), 1928. — On the relative value of parasites and predators in the biological control of Insects. *Bull. Ent. Res.*, XIX, 343-350.
- THOMPSON (W. R.), 1950. — A catalogue of the parasites and predators of insect pests. *Comm. Bur. Biol. Contr., Ottawa*.
- TRAGARDTH (I.), 1938. — Some forest entomological methods and conceptions. *Bull. Ent. Res.*, XXIX, 191-210.
- TRAGARDTH (I.), 1943. — Die Milben und ihre zoologische Beziehungen zu den Insekten. *Arb. Phys. Ang. Ent.*, X, 124-136, 1943.
- UVAROV (B. P.), 1931. — Insects and climate. *Trans. Ent. Soc. London*, LXXIX, 1-240.
- VAN ZWALUWENBURG (R. H.), 1938. — The Interrelationships of Insects and Roundworms. *Bull. Exp. Sta. Hawai Sug. Plant. Ass. Ent. Serv.*, XX, 68p.
- VARLEY (G. C.), 1953. — Ecological aspects of population regulation. *Trans IX. Int. Cong. Ent.*, II, 210-214.
- VITZUM (H.), 1923. — Akarologische Beobachtungen. 7. Reihe : Kommensalen der Ipiden. *Arch. Naturgesch.*, II, 108.
- VITZUM (H.), 1926. — Acari als Kommensalen von Ipiden. *Zool. Jahrb. Abt. Syst.* LXII, 407-503.
- VOUKASSOVITCH (P.), 1939. — Contribution à l'étude biologique de *Pediculoides ventricosus* NEWP., Acarien parasite. *Verhandl. 7. Int. Ent. Kong.*, III, 1685-1714.
- VOUTE (A. M.), 1943. — Classification of factors influencing the natural growth of a population of insects. *Acta Biotheorica*, VII, 99-116.
- VOUTE (A. M.), 1946. — Regulation of the density of the insects populations in virgin forests and cultivated woods. *Arch. Néerl. Zool.*, VII, 435-470.
- WALLACE (H. R.), 1953. — The ecology of the insect fauna of Pine stumps. *J. An. Ecol.*, XXII, 154-168.
- WIGGLESWORTH (W.), 1950. — *Principles of Insect Physiology*, 1 vol. Methuen, London.
- WOLFF (J.), 1908. — Zur Kenntniss der natürlichen Feinde von *Scolytus rugulosus*. *Landwirtsch. Bromberg*, L, 101.

Imprimerie BUSSIÈRE à Saint-Amand (Cher), France. — 2-10 1957.

Dépôt légal: 4^e trimestre 1957

N^o d'impression: 718

AVIS AUX LECTEURS

Des changements importants ont été apportés à la parution des Annales.

I. Série A. — ANNALES AGRONOMIQUES

Pour l'année 1957 les Annales Agronomiques comporteront huit fascicules. Six continueront à être consacrés à l'Agronomie générale (Science du Sol, Fertilisation). Deux seront spécialement consacrés à la Physiologie végétale.

On pourra s'abonner, soit :

	France	Étranger
— à la série complète : huit fascicules	4.700	5.500
— à la série " Agronomie " : six fascicules	3.500	4.100
— aux deux fascicules de " Physiologie végétale "	1.250	1.650

A défaut de recommandation spéciale, les abonnements en cours seront renouvelés selon la nouvelle formule (8 fascicules).

II. — FASCICULES HORS-SÉRIE

Plusieurs fascicules consacrés en entier à un même sujet paraîtront en cours d'année. Les lecteurs des Annales, abonnés ou non, pourront se procurer ces différents fascicules contre la somme de : **650** francs franco par fascicule.

VIENT DE PARAÎTRE :

Série C. — LEGAY : **La prise de nourriture chez le ver à soie.**

SCHVESTER : **Contribution à l'étude écologique des coléoptères scolytides.**

Série E. — BOURDET : **Les constituants puriques et pyrimidiques des levures et la dégradation autolytique de l'acide ribonucléique.**
